Über den Einfluß der Temperatur auf die endogene Tagesrhythmik und die Blühinduktion bei der Kurztagpflanze *Kalanchoë blossfeldiana*

Dissertation

zur

Erlangung des Doktorgrades

der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Georg-August-Universität

zu Göttingen

vorgelegt von

Otto Oltmanns

aus Jeetzel

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

Göttingen 1959

Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg

D 7

Referent: Prof. Dr. R. HARDER

Korreferent: Prof. Dr. A. PIRSON

Tag der mündlichen Prüfung: 18. Juli 1959

Sonderdruck aus

Planta, Bd. 54, 233—264 (1960)

Springer-Verlag/Berlin · Göttingen · Heidelberg

Planta 54, 233—264 (1960)

Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Göttingen

ÜBER DEN EINFLUSS DER TEMPERATUR AUF DIE ENDOGENE TAGESRHYTHMIK UND DIE BLÜHINDUKTION BEI DER KURZTAGPFLANZE *KALANCHOË BLOSSFELDIANA* *

Von

OTTO OLTMANNS

Mit 16 Textabbildungen

(Eingegangen am 7. Oktober 1959)

Die Crassulacee *Kalanchoë blossfeldiana* gehört zu den Kurztagpflanzen, deren photoperiodisches Verhalten gut bekannt ist (Literatur bei HARDER 1946, 1948, MELCHERS 1956). Die Kronblätter ihrer Blüten führen endogen-tagesrhythmische Öffnungs- und Schließbewegungen aus (HARDER 1949, BÜNSOW 1953a). Zwischen der photoperiodischen Reaktion und dem durch die Blütenblattbewegungen angezeigten Verlauf der endogenen Tagesrhythmik (eTR) ließen sich Beziehungen nachweisen (BÜNSOW 1953a, b, SCHWEMMLE 1957): Licht wirkte in großen Zügen *fördernd* auf die Blütenbildung vegetativer Pflanzen in denjenigen Tageszeiten, in denen die Blüten bei blühenden Exemplaren geöffnet sind [„photophile Phase" im Sinne BÜNNINGS (BÜNNING 1944, 1950, 1956 1958)], und *hemmend* zu den Tageszeiten, in denen die Blüten geschlossen sind („skotophile Phase"). Die Kurve der Blütenbewegung stimmte jedoch nicht in jedem Falle mit dem rhythmischen Wechsel der photoperiodischen Wirkung des Lichtes überein (BÜNSOW 1953a); es erhob sich daher die Frage, ob sich weitere Aufschlüsse über den Zusammenhang zwischen endogener Tagesrhythmik und Blühreaktion von *Kalanchoë* durch eine Untersuchung des Temperatureinflusses gewinnen ließen.

Die Temperaturanalyse der eTR, die dazu nötig war, konnte dabei gleichzeitig zu einem Vergleich mit den entsprechenden Untersuchungen an anderen Objekten, insbesondere den zahlreichen Ergebnissen an *Phaseolus*, benutzt werden und überdies die Grundlage für den Versuch erweitern, die thermoperiodischen Reaktionen (vgl. zum Thermoperiodismus WENT 1953) mit der eTR in Verbindung zu bringen.

Die Temperaturabhängigkeit der endogenen Tagesrhythmik ist an anderen Objekten bereits mehrfach untersucht worden. Einige Arbeiten hatten das Verhalten der Rhythmik bei extremen Temperaturen und in Temperaturwechseln zum Gegenstand, die weitaus meisten aber befaßten sich mit dem Einfluß der Temperatur auf die Periodenlänge. Diese wird unter konstanten Lichtverhältnissen, d. h. im Dauer-

* Dissertation der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Göttingen.

licht oder Dauerdunkel, durch die Temperatur meist nur wenig, aber *unterschiedlich* beeinflußt.

So fand z. B. Bünning (1932) für die tagesperiodische Blattbewegungen von *Phaseolus* eine schwache Temperaturabhängigkeit der Periodenlänge (Q_{10} = 1,2), während Uebelmesser (1954) für die Sporangienabschußrhythmik von *Pilobolus* keine Temperaturabhängigkeit zwischen 20, 22 und 25° ermitteln konnte, und auch Ball und Dyke (1954) vermochten bei der Wachstumsrhythmik von *Avena*koleoptilen keinen Unterschied in der Periodenlänge bei 16 und 28° festzustellen. Kalmus (1934), der das Zeitgedächtnis (die „innere Uhr") der Bienen untersuchte, führte die Temperaturunabhängigkeit der Rhythmik auf Kompensationsprozesse zurück, und Leinweber (1956) verfolgte diese Prozesse an den Bewegungen der Primärblätter von *Phaseolus multiflorus*. Hier zeigte sich, daß die Periodenlänge nach Übertragung der Pflanzen in tiefe Temperatur (15°) zuerst vergrößert wird, sich dann aber wieder verkürzt, so daß schließlich die anfängliche Verzögerung wieder aufgeholt wird. Die Verlängerung der ersten Periode nach Übertragung in tiefe Temperatur kann bei *Phaseolus* unter Umständen auch unterbleiben, der Kompensationsprozeß aber trotzdem eingeschaltet werden, so daß eine Verkürzung der Periodenlänge bei tiefen Temperaturen gegenüber höheren eintritt (Bünning und Tazawa 1957). Eine solche „negative Temperaturabhängigkeit" fand auch Bühnemann (1955) für die Sporulationsrhythmik von *Oedogonium*.

Für *Kalanchoë* stehen bisher derartige Temperaturuntersuchungen noch aus; sie sind aber schon deswegen von Interesse, weil möglicherweise Blütenblätter anders auf Temperatureinflüsse reagieren könnten als z. B. Laubblätter (vgl. Bünning 1959, S. 650).

Die Temperaturabhängigkeit der *Blütenbildung* von *Kalanchoë* wurde eingehender nur von Rünger (1956 u. 1958a, b) an der Sorte „Tom Thumb" untersucht, die im Gartenbau verwendet wird. Da aber über die sonstige Reaktionsweise dieser Sorte wenig bekannt ist, eine Übertragung der Befunde auf die Göttinger *Kalanchoë* also nicht möglich ist, mußten eigene Versuche angesetzt werden. Für die nachstehend geschilderten Untersuchungen wurde der seit über 20 Jahren in Göttingen gebräuchliche Stamm von *Kalanchoë blossfeldiana* verwandt.

A. Methodik

1. Blütenblattbewegungsversuche

Für die Blütenblattbewegungsversuche wurden im Gewächshaus aufgezogene, durch ständiges Ausbrechen der Seitentriebe unverzweigt gehaltene Pflanzen verwendet. Sie wurden nach Bedarf durch 2—3wöchige Kurztagbehandlung (9 Std-Tag) zur maximalen Blütenbildung veranlaßt und etwa 3 Monate danach in den Versuch genommen. Sie standen dann in voller Blüte, aber an jedem Wickel (die dichasialen Blütenstände von *Kalanchoë* endigen in Wickeln) befanden sich die obersten Blüten noch im Knospenstadium. Für die Versuche wurden immer junge, gerade aufgeblühte Blüten ausgewählt, die etwa eine Woche lang Öffnungs- und Schließbewegungen ausführen, bevor sie verwelken und durch die nächst jüngeren Blüten des Blüsenstandes abgelöst werden. Diese gehen dann ihrerseits zu Bewegungen über.

Die Untersuchung der Blütenblattbewegungen erfolgte nach der Methode von Bünsow (1953a): An zwei einander gegenüberliegende Kronblattzipfel wurden zur

Verlängerung 0,06 mm starke und 30 mm lange Kupferlackdrähte mit Gummi arabicum geklebt („Benadelung der Blüten", Abb. 1). Die Drähte standen im Winkel von 135° vom Blütenblatt ab. Gemessen wurden die Abstände der Drahtspitzen voneinander in Millimetern. Bei geschlossenen Blüten kreuzten sich die Drähte, die Meßwerte erhielten dann negative Vorzeichen; bei etwa halb geöffneten Blüten hatten die Drahtspitzen den Abstand Null (Null-Linie in den folgenden Kurvenbildern); die Meßwerte von geöffneten Blüten wurden mit positivem Vorzeichen versehen.

Die Öffnungsweiten der Blüten wurden in den Dunkelzeiten bei abgeblendetem Taschenlampenlicht abgelesen. Dabei traf Licht von etwa 20 Lux einige Sekunden lang den Blütenstand jeder Pflanze. Störungen der Blütenblattbewegungen hierdurch konnten nicht festgestellt werden.

In jeder Versuchsgruppe wurden gewöhnlich an 3—4 Pflanzen insgesamt 5—8 Blüten gleichzeitig untersucht. Wenn nicht anders angegeben, geben die folgenden Kurvenbilder Beispiele der Bewegungen von Einzelblüten wieder.

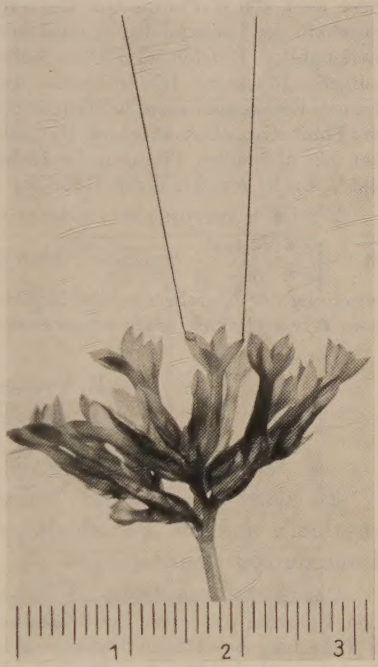

Abb. 1. Benadelte Blüte in einem Teilblütenstand von *Kalanchoë blossfeldiana*. Der Winkel von 135°, den Nadel und Blütenblatt miteinander bilden, ist wegen der seitlichen Ansicht nicht zu erkennen

2. *Versuche zur Induktion der Blütenbildung*

Die Induktionsversuche wurden mit vegetativen [1], unverzweigt gehaltenen Pflanzen angestellt, die je nach Versuch 5—10 Monate alt und 10—20 cm groß waren und 8—14 Blattpaare hatten. Sie standen, wenn nicht anders angegeben, 15 Tage unter den Versuchsbedingungen zur Blühinduktion (Kurztag) und kamen anschließend wieder zur Nachkultur zurück in das Langtag-Gewächshaus. Als Maß für die Stärke der Blühinduktion diente die Anzahl der Tage bis zum ersten Sichtbarwerden der Blütenstandsanlagen und die Anzahl der Blüten. Für jede „vegetative Inflorescenz" (Dichasium ohne Blüten), deren Auftreten das Anzeichen eines geringen Blühimpulses ist (Harder, v. Witsch und Bode 1942), wurde als „Blütenzahl" der Wert 0,5 eingesetzt.

3. *Allgemeine Versuchsbedingungen*

Alle Versuche wurden in Klimakammern und Temperaturkonstanzräumen durchgeführt, in denen die Luft unter Zusatz von 15% Frischluft ständig umgewälzt wurde. Die Temperatur schwankte um den jeweils angegebenen Mittelwert um $\pm$ 0,2 bis 0,5° C[2], die Luftfeuchtigkeit, die nur in den Klimakammern geregelt

[1] Blütenbildung wurde durch Störlicht (Harder und Bode 1943), das nachts von 0^{00}—2^{00} gegeben wurde, verhindert.

[2] Gelegentliche unperiodische Temperaturschwankungen von wenigen Graden, die auf Grund von technischen Störungen auftraten, konnten leider nicht vermieden werden.

werden konnte, um $\pm$ 5%. Sie betrug meistens 55—75%[1]; bei hohen Versuchstemperaturen war sie gewöhnlich etwas geringer als bei niedrigen (z. B. 45—50% bei 35°, 60% bei 30°, 70% bei 15°). In Kontrollversuchen konnte ein Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf die Versuchsergebnisse nicht festgestellt werden.

Zur Beleuchtung dienten entweder in den Versuchsräumen angebrachte 40-W-Osram-Leuchtstoffröhren HNW 202 und HNI 202 de Luxe im Verhältnis 1:1 oder acht 400 W-Philips-Quecksilberdampfhochdruckleuchtstofflampen HPL, die oberhalb der betreffenden Klimakammer über einem in der Decke angebrachten horizontalen Fenster (drei Glasscheiben mit zwei evakuierten Zwischenräumen) aufgehängt waren. Die Intensität wurde mit einem Luxmeter der Firma Dr. B. Lange, Berlin, gemessen, bei vegetativen Pflanzen in Höhe des Vegetationspunktes, bei blühenden dicht über den Blütenständen. Wenn nicht anders angegeben, war bei den blühenden Pflanzen die Lichtintensität in Höhe der obersten Blattpaare um $^1/_2$ bis $^1/_3$ geringer als in Höhe der Blütenstände.

Bei der Auswertung wurde der mittlere Fehler der Mittelwerte nach der Formel $m = \sqrt{\frac{\Sigma (\Delta x)^2}{n \cdot (n-1)}}$ berechnet; darin bedeutet n = Zahl der Einzelwerte, Δx = Abweichung der Einzelwerte vom Mittelwert. Die statistische Sicherung wurde nach dem t-Test (PÄTAU 1943) vorgenommen.

B. Versuchsergebnisse

I. Blütenblattbewegungen

1a. Im Dauerdunkel bei konstanter Temperatur

Zunächst wurden die Temperaturgrenzen der endogenen Tagesrhythmik und die Periodenlänge bei verschiedenen Temperaturen im Dauerdunkel ermittelt.

Um gleiche Vorbedingungen für alle Versuche herzustellen, wurden die blühenden Pflanzen aus dem Gewächshaus in eine Klimakammer gebracht und dort 6 Tage lang bei 17° im Dunkeln gehalten. Danach bekamen sie bei 23° 6 Std Licht von Quecksilberdampflampen (14000—15000 Lux in Höhe der Blütenstände, 12000—13000 in Höhe der obersten Blattpaare). Durch das Starklicht sollten die nach 6 Tagen Dunkelheit schwächer werdenden Blütenblattbewegungen wieder verstärkt werden. Während der Lichtzeit wurden die Blüten benadelt. Nach Lichtschluß kamen die Pflanzen in Klimakammern, wo die Bewegungen ihrer Blütenblätter im Dauerdunkel bei verschiedenen Temperaturen verfolgt wurden.

In der Abb. 2 sind Bewegungskurven von Einzelblüten im Dauerdunkel bei 11, 13, 15, 20, 25 und 30° abgebildet. Sie zeigen, daß die Blütenblätter unter den gegebenen Versuchsbedingungen nur im Bereich von etwa 13—30° periodische Bewegungen (Nachschwingungen) ausführten; bei 11° wurde nur eine Schwingung vollendet. Die tagesperiodische Bewegung ging also bei tiefen Temperaturen nicht in „Kurzschwingungen" über, wie BÜNNING und TAZAWA (1957) sie für die Bewegungen der *Phaseolus*-Blätter nachgewiesen haben. Am besten ausgeprägt war die Blütenblattbewegung bei 15, 20 und 25°, weniger gut bei 13 und 30°.

[1] Bei relativen Feuchtigkeiten über 85% lösten sich die Drähte von den Blütenblättern.

Die Lage der Kurvenminima (= Zeitabschnitte der geringsten Blütenöffnung), die sich meist leichter bestimmen läßt als die der Kurvenmaxima (= Zeitabschnitte der größten Blütenöffnung) ist in Abb. 3 angegeben, die Länge der einzelnen Perioden, gemessen von Minimum zu Minimum, in Tabelle 1, statistische Sicherung in Tabelle 2. Es sind Mittelwerte aus allen angestellten Versuchen angeführt, und

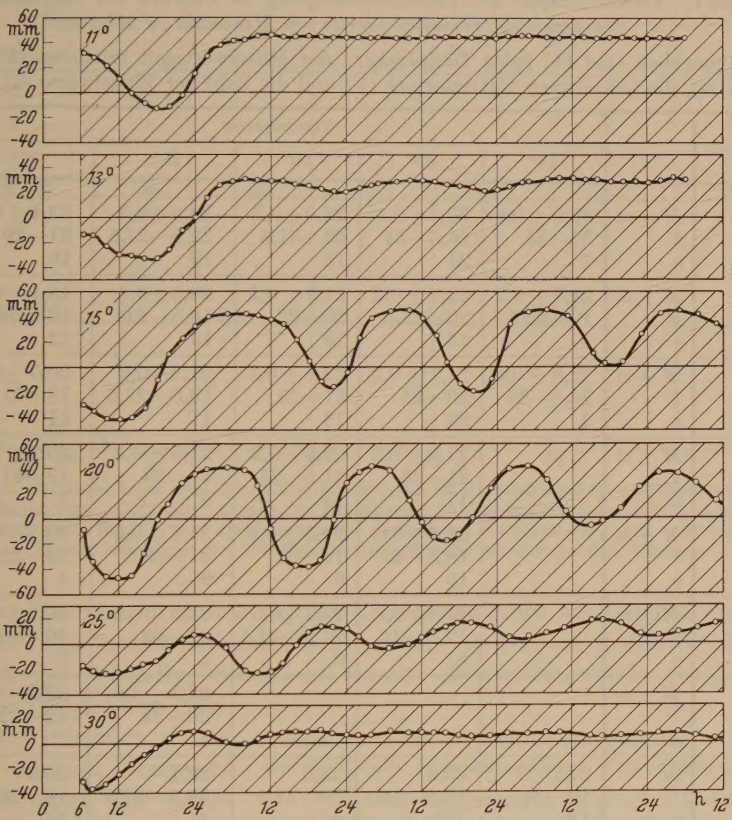

Abb. 2. Beispiele für Blütenblattbewegungen im Dauerdunkel bei verschiedenen Temperaturen (11—30°). Temperatur während der vorhergehenden 6stündigen Lichtperiode 23°. Hier wie in allen folgenden Bewegungskurven: Ordinate = Abstände der Drahtspitzen in Millimetern (s. Methodik), Abszisse = Zeit. Dunkelzeiten schraffiert

zwar waren es bei 13° die Werte aus einem Versuch (7 Blüten), bei 15° aus 4 Versuchen (24 Blüten), bei 20, 25 und 30° aus je 3 Versuchen (19, 19 und 16 Blüten).

Aus den in Tabelle 1 und Abb. 3 zusammengestellten Werten ergibt sich: In der ersten Periode nahm die Periodenlänge mit zunehmender Temperatur relativ stark ab [Q_{10} = 1,2 (20/30°) bzw. 1,24 (15/25°)], in der 2.—7. Periode weniger stark [Q_{10} = 1,13 (20/30°)]. Bei 15° wurden in der 2.—7. Periode die Periodenlängen so stark verkürzt, daß sie im Mittel kürzer waren als bei 20°; die Differenz ist allerdings mit P = 0,04

statistisch nicht gesichert. Der Temperaturkoeffizient betrug zwischen 15 und 25° in der 2.—7. Periode nur noch 1,03! Abb. 3 zeigt besonders deutlich, daß die anfängliche Verzögerung im Eintreten der Öffnungs-

Tabelle 1. *Periodenlängen der Blütenblattbewegung in Stunden bei verschiedenen Temperaturen, gemessen jeweils von Minimum zu Minimum*

Angegeben sind bei jeder Temperatur: der Mittelwert mit mittlerem Fehler ($M \pm m$), die gemessenen Extremwerte (V) und die Zahl der Einzelwerte (n).

Periode		Temperatur				
		13°	15°	20°	25°	30°
1.	$M \pm m$	32,0 ± 0,6	30,3 ± 0,4	28,0 ± 0,3	24,8 ± 0,3	23,4 ± 0,4
	V	30—34	26,5—34	26—31,5	22,5—27,5	21—29
	n	7	24	19	19	16
2.	$M \pm m$	21,1 ± 0,7	21,8 ± 0,2	21,3 ± 0,2	20,5 ± 0,2	18,1 ± 0,3
	V	19—23,5	20—23,5	20—22	18,5—23	16—20,5
	n	4	23	19	19	12
3.	$M \pm m$	22,8 ± 0,3	21,7 ± 0,2	22,7 ± 0,3	21,2 ± 0,2	20,0 ± 0,4
	V	22,5—23	20—23	21—25	19,5—22,5	18—21
	n	2	22	18	17	11
4.	$M \pm m$		21,9 ± 0,2	22,9 ± 0,2	21,6 ± 0,3	20,2 ± 0,3
	V		21—23	21,5—24	21—23	19—21
	n		17	13	9	7
5.	$M \pm m$		22,4 ± 0,6	22,3 ± 0,6	21,7 ± 0,3	20,5 ± 0,7
	V		18,5—25	19—24	21—23,5	19—22
	n		10	9	9	4
6.	$M \pm m$		21,9 ± 0,8	23,1 ± 0,5	22,3 ± 0,4	20,5 ± 0,7
	V		19,5—24	21,5—24,5	21—23	19,5—21,5
	n		5	6	4	3
7.	$M \pm m$				22,3 ± 1,0	22,3 ± 0,3
	V				20—24	22—22,5
	n				4	2
1.—7.	M	27,2	23,9	23,6	22,1	20,8
	V	19—34	18,5—34	19—31,5	18,5—27,5	16—29
	n	13	101	84	81	55
2.—7.	$M \pm m$	21,7 ± 0,7	21,9 ± 0,1	22,3 ± 0,2	21,3 ± 0,2	19,7 ± 0,3
	V	19—23,5	18,5—25	19—25	18,5—23,5	16—22
	n	6	77	65	62	39

minima bei 15° gegenüber 20° später fast wieder aufgeholt, „kompensiert", wird. Die insgesamt geringe Temperaturabhängigkeit kommt auch in den Mittelwerten aller Periodenlängen der Perioden 1—7 zum Ausdruck.

Die Länge einer Periode im Dauerdunkel war also bei 30° nicht viel geringer als bei 20° und 25°; bei 15° war sie nur anfänglich größer, von der 2. Periode an stellte sie sich aber auf etwa 22 Std ein, was der Länge bei den anderen Temperaturen nahekommt. Die Temperaturgrenzen für periodische Blütenblattbewegungen liegen bei etwa 13 und 30°.

In Abb. 2 wird bei 11° nur noch eine Schwingung von den Blütenblättern ausgeführt und die Bewegung kommt dann zum Stillstand. Derselbe Effekt war auch bei 10° und 5° zu beobachten, nur traf bei

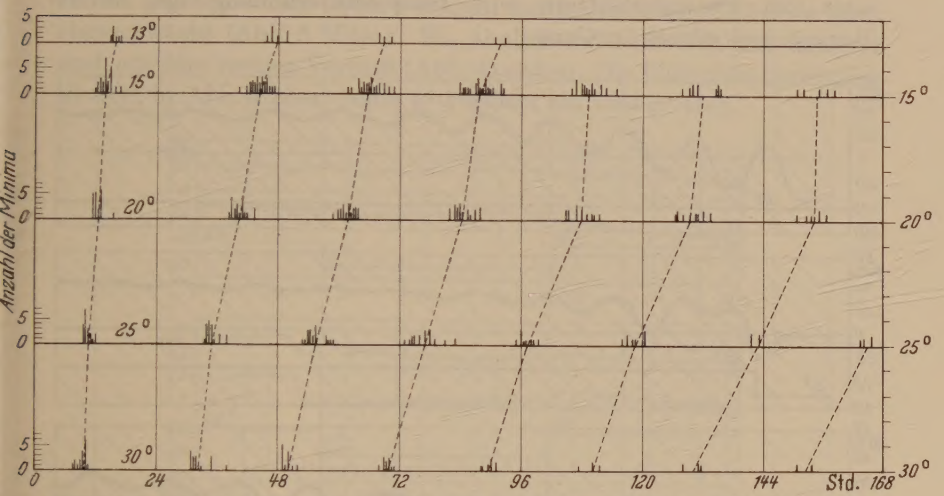

Abb. 3. Zeitliche Lage der Blütenöffnungs-Minima im Dauerdunkel in Abhängigkeit von der Temperatur. Ordinate: Anzahl der Einzelwerte zu den angegebenen Zeiten, Abszisse: Stunden nach Beginn der vorhergehenden 6stündigen Lichtperiode. Die gestrichelten Linien verbinden die Mittelwerte der einander entsprechenden Minima

diesen Temperaturen das einzige Kurvenminimum noch später ein als bei 11°. Es taucht dadurch die Frage auf, ob der den *Kalanchoë*blüten durch das 6stündige Starklicht erteilte Bewegungsimpuls durch die tiefe Temperatur zerstört wird oder ob er sich nur bei Temperaturen unter 13° nicht realisieren läßt.

Um das zu prüfen, wurden Pflanzen, die 9 Tage im Dunkeln bei 20° gestanden und danach bei 20° 6 Std Starklicht bekommen hatten (s. oben), in Dauerdunkel von 5° gestellt und nach 1, 5 und 9 Tagen im Dunkeln in 20° überführt.

Tabelle 2. *P-Werte. Statistische Sicherung (t-Test) der in Tabelle 1 wiedergegebenen Versuchsergebnisse*

$P < 0{,}0027$: Differenz gut gesichert, P 0,0027 bis 0,01: Differenz schwach gesichert, P 0,01 bis 0,05: Zweifel berechtigt.

Periode	13/15°	15/20°	20/25°	25/30°	
1.	0,038	0,0002	0,0002	0,044	
	15/20°	15/25°	15/30°	20/25°	25/30°
2.—7.	0,04	0,0025	0,0002	0,0002	0,0002

Abb. 4 zeigt, daß die Blütenblätter nicht starr bleiben, sondern selbst nach 9 Tagen Aufenthalt in 5° mit ihren Bewegungen in 20° wieder beginnen. Dabei bestimmt der Zeitpunkt der Temperaturerhöhung die Lage des ersten Maximums.

Nun wurde weiter untersucht, ob nicht in Wirklichkeit das 5°-Intervall den Bewegungsimpuls doch zerstört, der Übergang von 5° auf 20° aber stets die Bewegung wieder neu auslöst. [Nach BÜNNING (1932) setzt bei *Phaseolus*blättern eine Temperaturerhöhung um 5° die Bewegungsrhythmik in Gang.]

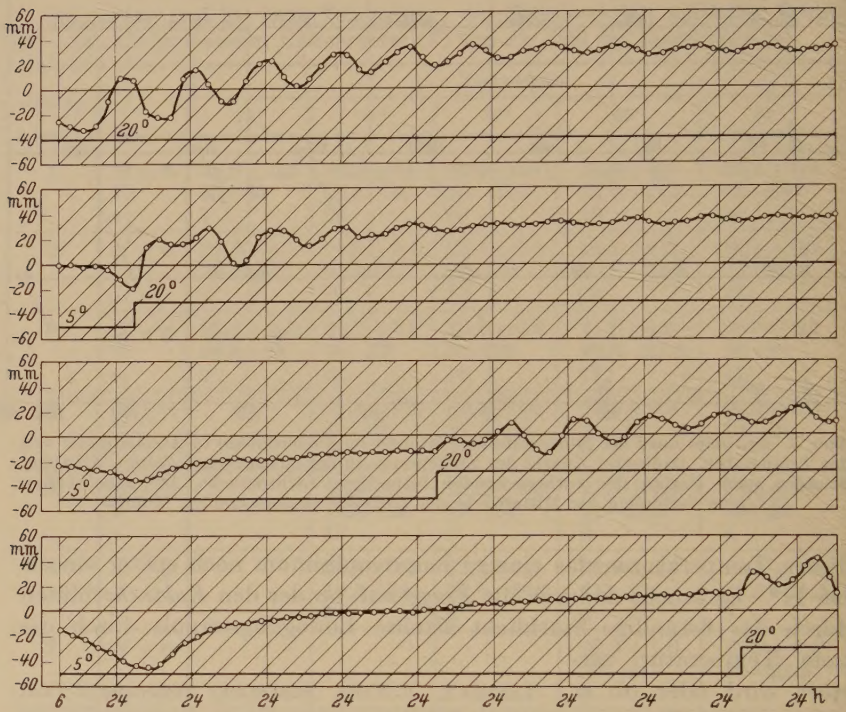

Abb. 4. Blütenblattbewegung im Dauerdunkel bei — von oben nach unten — 20° (Kontrolle) und bei 5° (1, 5 und 9 Tage lang). Die Temperatur während der vorangegangenen Lichtzeit betrug 20°. Nach Übertragung der Pflanzen aus 5° in 20° tritt die tagesperiodische Bewegung stets wieder auf

Pflanzen, die 15 Tage bei ungefähr 15° im Dauerdunkel gestanden hatten, wurden bei Grünlicht benadelt (etwa 3 Lux, 15 min je Pflanze[1]) und im Dauerdunkel in 20° gebracht (Beginn der Messungen). Nachdem erwiesen war, daß sich die meisten Blütenblätter nach 15 Tagen Dauerdunkel nicht mehr bewegten, wurde eine Gruppe von Pflanzen im Dunkeln in 5° überführt und nach 3 Tagen wieder zurück in 20° gebracht, eine zweite Gruppe erhielt bei 20° 16 Std Licht (Leuchtstoffröhren, 6700 Lux) und erst danach die 3tägige 5°-Behandlung, und eine dritte Gruppe bekam 16 Std Licht, blieb aber danach im Dauerdunkel bei 20°. Abb. 5 zeigt für jede der drei Gruppen je zwei Bewegungskurven, von denen jeweils die obere nach der Benadelung noch etwas stärkere Bewegungen als die andere anzeigt. Im Prinzip ist der Verlauf jedoch bei beiden gleichartig:

[1] Mit Grünlicht der hier verwendeten Quantität konnte an den Blütenblättern keine Bewegung induziert werden.

Eine 5°-Periode und der darauffolgende Temperaturanstieg von 5 auf 20° wirkte im Dunkeln nicht bewegungsauslösend (Abb. 5 oben). Im Gegenteil, der Bewegungsimpuls, der durch 16stündiges Licht den Blüten gegeben wurde (Abb. 5 unten), wurde durch die 5°-Periode stark abgeschwächt (Abb. 5 Mitte). Ein ähnlicher Schluß läßt sich übrigens auch aus dem vorigen Versuch (Abb. 4) ziehen: Die Blütenblattbewegung ist dort in Abb. 4 oben (ohne 5°-Periode) am intensivsten.

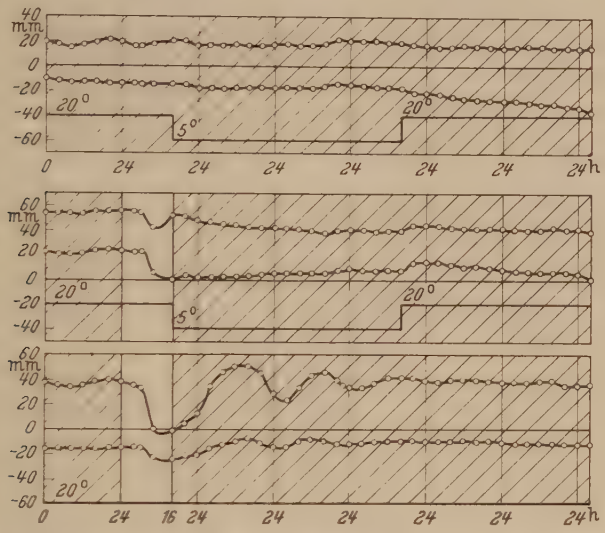

Abb. 5. *Oben:* Blütenblattbewegung im Dauerdunkel bei 20° mit eingeschobener 5°-Periode; *Mitte:* desgleichen, jedoch wurden vor der 5°-Periode 16 Std Licht gegeben; *unten:* Blütenblattbewegung im Dauerdunkel bei 20° mit eingeschobenen 16 Lichtstunden. Vorbehandlung: 15 Tage Dauerdunkel

Ein Wiederauftreten der Rhythmik nach einem 3tägigen Intervall tiefer Temperatur fanden auch Bünning und Tazawa (1957) bei *Phaseolus multiflorus* (Blattbewegungen). Es blieb jedoch offen, ob nicht die Temperaturerhöhung die Rhythmik wieder neu induziert hatte.

Bei *Kalanchoë* wird also der durch das Starklicht erteilte Bewegungsimpuls bei 5° gespeichert (gewissermaßen „eingefroren"). Die Temperaturerhöhung von 5° auf 20° wirkt für sich allein nicht bewegungsauslösend, sie ermöglicht nur eine Bewegung und bestimmt die Phasenlage der Rhythmik.

1b. Blütenblattbewegungen im Dauerdunkel bei wechselnden Temperaturen

Nachdem sich herausgestellt hatte, daß Blütenblattbewegungen im Dauerdunkel durch einen Temperaturanstieg von 5 auf 20° nicht ausgelöst werden können, wurde eine Auslösung der Bewegung mit anderen Temperaturintervallen versucht (z. B. 15/25°, 20/30°). Aber

selbst wenn solche Intervalle mehrmals tagesperiodisch einwirkten, brachten sie bewegungslose Blütenblätter im Dauerdunkel nicht zum Schwingen. Führten die Blütenblätter aber vor der Temperatureinwirkung noch Bewegungen aus, so wurden diese durch den Temperaturwechsel so gesteuert, daß der Zustand der größten Blütenöffnung (Kurvenmaximum) in die Phase höherer Temperatur fiel. Ein Beispiel für eine solche Steuerung bringt der folgende Versuch.

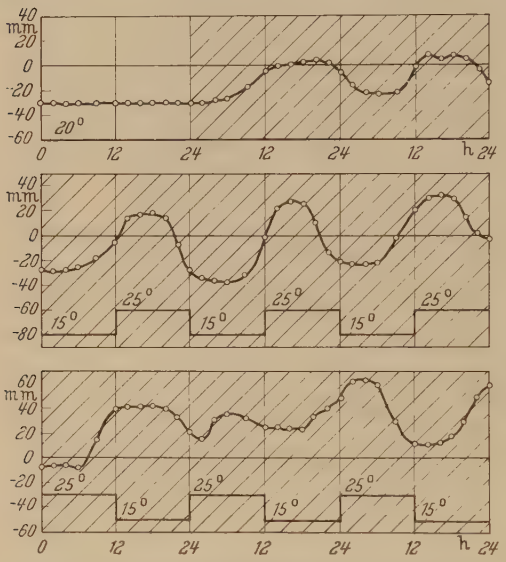

Abb. 6. *Oben:* Blütenblattbewegung vor und nach dem Übergang vom Dauerlicht zum Dauerdunkel (Temperatur konstant 20°); *mittlere* Kurve: Bewegung im Dauerdunkel unter der Einwirkung von 12:12stündigen Temperaturcyclen (15/25°); *unten:* desgleichen, jedoch wurde bei Dauerdunkelbeginn zuerst die hohe Temperatur (25°) gegeben. — Vorbehandlung: Dauerlicht bei 20°

Drei Gruppen von Pflanzen standen 3 Tage bei 20° im Dauerlicht (Leuchtstoffröhren, 7000 Lux). Im anschließenden Dauerdunkel blieb eine Gruppe bei 20°, zwei wurden im Rhythmus 12:12 Std mit Temperaturcyclen behandelt; und zwar begannen diese für die eine Gruppe von Pflanzen mit der tieferen Temperatur (15/25°), für die andere mit der höheren (25/15°).

Wie schon BÜNSOW (1953a) gezeigt hat, führt Dauerlicht meist zu einer starken Hemmung der Blütenblattbewegung, die Blüten verharren dann in mehr oder weniger geschlossenem Zustande. Abb. 6 oben gibt dafür ein Beispiel aus eigenen Versuchen. Der Übergang zum Dauerdunkel ohne Temperaturänderung löste tagesperiodische Bewegungen aus, und zwar zunächst eine Öffnungsbewegung (Kurvenanstieg, Abb. 6 oben). Auch bei den mit Temperaturwechseln behandelten Gruppen öffneten sich nach Dauerdunkelbeginn zunächst die Blüten. Das erste Öffnungsmaximum fiel bei der einen Gruppe (15/25°, Abb. 6 Mitte) in die Zeit hoher Temperatur (25°), bei der anderen (25/15°, Abb. 6 unten) noch in die Zeit der tiefen Temperatur (15°). Offensichtlich wirkte der Dunkelheitsbeginn stärker regulierend auf die Rhythmik als die Temperaturänderung. Das zweite Maximum lag aber auch in Abb. 6 unten schon, wenn auch schwach ausgebildet, in der Phase der hohen Temperatur. Die Rhythmik ist also nach ein bis zwei Temperaturcyclen völlig umgekehrt worden.

Temperaturcyclen *steuern* also die Blütenblattbewegungen von *Kalanchoë* im Dauerdunkel, *lösen sie aber nicht aus.*

2a. Blütenblattbewegungen im Dauerlicht verschiedener Intensität

Nach dem Verhalten der Tagesrhythmik im Dauerdunkel war nun die Reaktion im Dauerlicht zu prüfen. Zunächst mußte dazu die für Blütenblattbewegungen optimale Intensität ermittelt werden.

Die Pflanzen standen 8 Tage im Dauerdunkel bei etwa 16°, danach bekamen sie Dauerlicht bei 20°. Die Lichtintensitätsunterschiede wurden durch teilweise Abdeckung der Leuchtstoffröhren mit Gaze und durch die Aufstellung der Pflanzen in verschieden weitem Abstand von der Lichtquelle hergestellt. Dabei war eine etwas höhere Temperatur bei der Gruppe, die am dichtesten unter den Leuchtstoffröhren stand, nicht zu vermeiden: In Höhe der Blütenstände, die

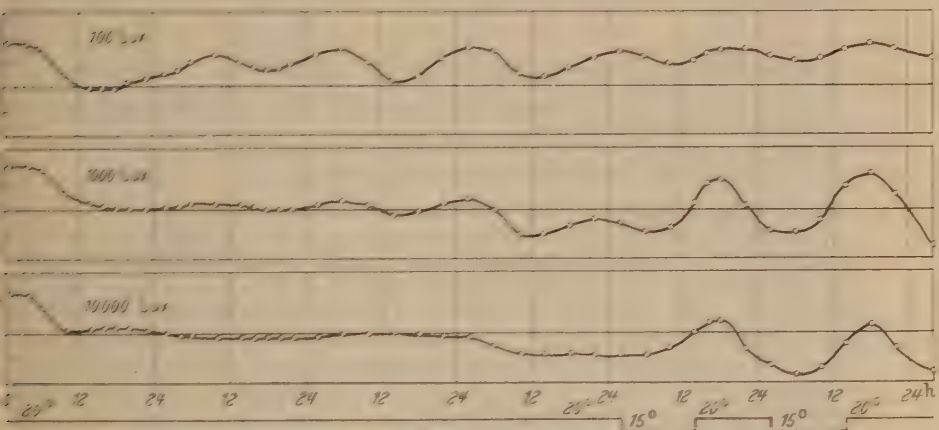

Abb. 7. Blütenblattbewegung im Dauerlicht von 100, 1000 und 10000 Lux bei anfangs (4 Tage) 20° und anschließendem 12:12-stündigen Temperaturwechsel von 20:15°

10000 Lux + 300 bekamen, herrschte statt 20° eine Temperatur von 22°, in Höhe der obersten Blattpaare dieser Gruppe von 20,5° (Lichtintensität 5000 Lux). Eine andere Gruppe bekam 1100 Lux + 100 (900 in Höhe der obersten Blattpaare) und die dritte Gruppe 100 Lux + 30, die obersten Blattpaare infolge starken Streulichtes in der Klimakammer 150 Lux. Nach 4 Tagen bei konstant 20° wurde die Temperatur der Kammer durch Umschalten auf 15° gesenkt (bzw. 16° bei der 10000 Lux-Gruppe) und im Rhythmus 12:12 Std Temperaturcyclen gegeben (15:20°).

Beispiele für Blütenblattbewegungen im Dauerlicht sind in Abb. 7 angeführt. Bei geringen Intensitäten (100 Lux) trat die Rhythmik am deutlichsten zutage: Von 6 Blüten zeigten 4 deutliche, etwa tagesperiodische Bewegungen; bei 1000 Lux war es eine einzige und bei 10000 Lux gar keine. Der Temperaturwechsel wirkte steuernd auf die Rhythmik: Das letzte Maximum der Blütenöffnung in konstanter Temperatur bei 100 Lux fiel zufällig an den Beginn der ersten 15°-Phase (Abb. 7 oben), aber schon in die 2. Phase tiefer Temperatur (15°) fiel ein Öffnungsminimum, wie es bei Temperaturcyclen unter konstanten Lichtbedingungen die Regel ist. Außerdem zeigten auch die Bewegungen der einzelnen Blüten bei 100 Lux, die bei konstanter Temperatur asynchron verliefen, nach einem Temperaturcyclus synchronen Verlauf.

Temperaturcyclen wirkten im Dauerlicht aber nicht nur *steuernd* auf die Rhythmik, sondern auch *auslösend* (Abb. 7, mittlere und untere Kurve): Die Amplitude wurde bei der 1000-Lux-Kurve deutlich vergrößert, bei 10000 Lux trat tagesperiodische Bewegung überhaupt erst nach dem Temperaturwechsel auf! Bemerkenswert ist, daß die Temperaturcyclen nicht dort die Bewegung am meisten verstärkten, wo die Bewegung sowieso schon am ausgeprägtesten in Erscheinung trat, nämlich bei 100 Lux, sondern bei 1000 und 10000 Lux.

Ein Versuch, bei dem die Temperatur 25° (konstant über 4 Tage) und der anschließende Wechsel 25/15° betrug, brachte ganz entsprechende Ergebnisse.

2b. Blütenblattbewegungen im Dauerlicht bei verschiedenen Temperaturen

Im nächsten Versuch wurde geklärt, bei welcher Temperatur die Rhythmik im Dauerlicht am besten abläuft und welche Temperaturcyclen die stärkste Blütenblattbewegung auslösen.

Nach 6 Tagen Dauerdunkel bei 20° wurde den Pflanzen Dauerlicht bei 15, 20, 25 und 30° gegeben. Als Lichtquelle diente eine 40-Watt-Osram-Leuchtstoffröhre HNI 202 de Luxe; die Lichtintensität in Höhe des Blütenstandes betrug 1000 Lux, in Höhe der obersten Laubblätter 400 Lux. Nach etwa 4 Tagen konstanter Temperatur wurde die Temperatur in der 25°-Kammer und in der 30°-Kammer auf 15° erniedrigt, in der 15°-Kammer auf 20° erhöht und fortlaufend im Cyclus 8:16 Std gewechselt: 8 Std hohe Temperatur, 16 Std tiefe Temperatur, mit den Temperaturwechseln 20/15, 25/15 und 30/15°. Die Bewegung bei 20° wurde bei konstanter Temperatur über 7 Tage verfolgt.

Abb. 8 veranschaulicht das Ergebnis: Die Tagesrhythmik war bei dieser Versuchsanordnung im Dauerlicht bei 20° mindestens eine Woche lang deutlich, bei 15° nur etwa 3 Tage und bei 25 und 30° war sie überhaupt nur schwach ausgeprägt, übrigens auch, wie andere Versuche zeigten, bei höheren Lichtintensitäten. Von den angegebenen Temperaturcyclen erwies sich überraschenderweise der Cyclus mit der kleinsten Temperaturdifferenz (20/15°) als am wirksamsten hinsichtlich der Auslösung von Blütenblattbewegungen.

Im Hinblick auf die später beschriebenen Induktionsversuche (Versuch einer Auslösung der Blütenbildung im Dauerlicht) erschien es notwendig zu ermitteln, unter welchen Bedingungen die Rhythmik im Dauerlicht am stärksten ausgeprägt sein würde.

Hierzu wurden die Temperaturcyclen 20/15, 20/10 und 15/10°, jeweils 9:15 Std, geprüft. Die Lichtintensität (Leuchtstoffröhren) betrug 4000 Lux. Die Pflanzen wurden in diesem Fall gleich nach der Übertragung aus dem Gewächshaus in der Klimakammern den Temperaturcyclen ausgesetzt. Der Temperaturwechsel wurde erreicht durch Umtragen der Pflanzen in auf verschiedene Temperaturen eingestellte Klimakammern. Nach 6 Tagen mit Temperaturwechseln wurde die Blütenbewegung noch einen Tag lang bei konstantbleibender Temperatur im Dauerlicht verfolgt.

In der Abb. 9 ist die Blütenblattbewegung am 6. und 7. Versuchstag aufgezeichnet; die Bewegungskurve hatte im Cyclus 20/15° die größte

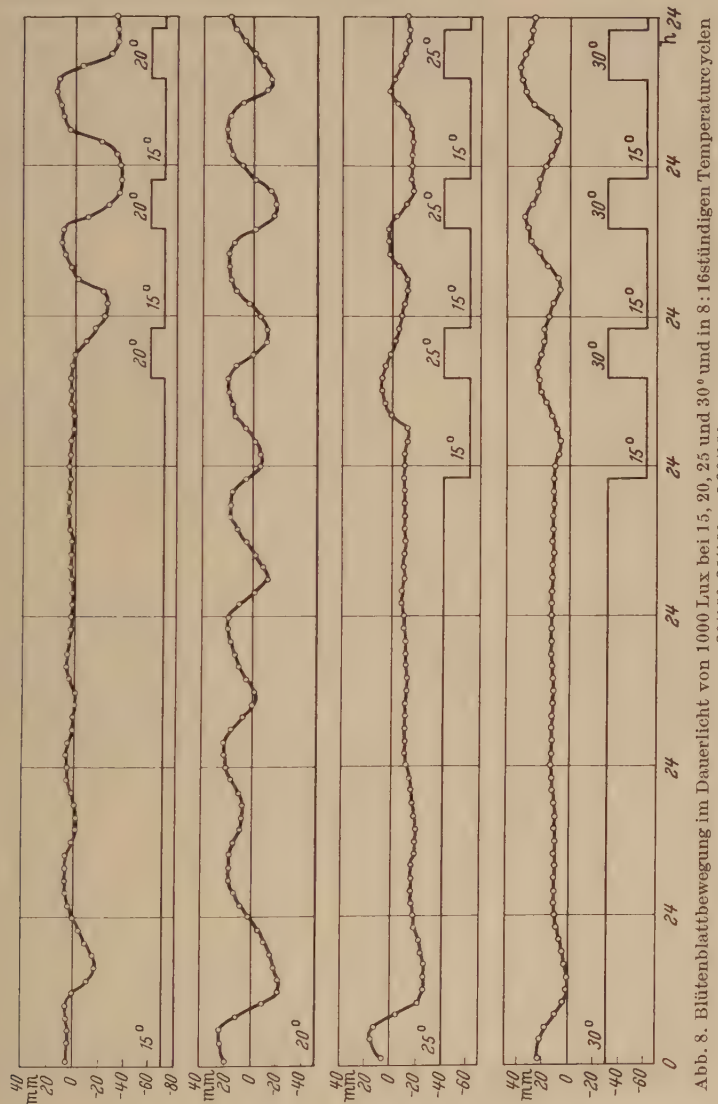

Abb. 8. Blütenblattbewegung im Dauerlicht von 1000 Lux bei 15, 20, 25 und 30° und in 8:16stündigen Temperaturcyclen von 20/15°, 25/15° und 30/15°

Amplitude, sie erreichte fast die Form der Bewegungskurven in Licht-Dunkel-Wechseln (s. unten). In den Cyclen 20/10° und 15/10° waren die Amplituden etwas geringer, zudem lag das Öffnungsmaximum hier (im Gegensatz zu 20/15°) in der Phase hoher Temperatur. Bei Temperatur-

konstanz setzte sich die Bewegung fort, ein Zeichen dafür, daß tatsächlich die endogene Tagesrhythmik durch den Temperaturwechsel angestoßen wurde; es erfolgte nicht etwa lediglich ein Einstellen der Blütenblattstellung auf die gerade herrschende Temperatur. Das ist auch schon aus der Form der Bewegungskurven ersichtlich: Der Beginn der Öffnungsbewegung und der Schließbewegung fällt nicht mit dem entsprechenden Temperaturanstieg bzw. -abfall zusammen.

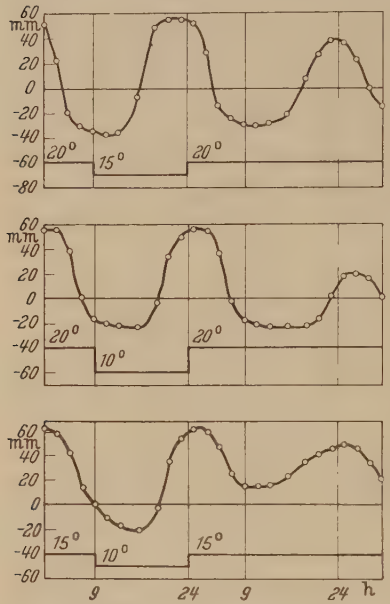

Abb. 9. Blütenblattbewegung im Dauerlicht von 4000 Lux unter der Einwirkung von 9:15stündigen Temperaturwechseln (20/15°, 20/10° und 15/10°). Wiedergegeben ist der Bewegungsverlauf am 6. und 7. Versuchstag. Am 7. Tag wurde die Temperatur nicht geändert

Da im 20/15°-Cyclus schon eine Temperaturdifferenz von 5° Blütenblattbewegungen zur Folge hatte, die denen in Licht-Dunkel-Wechseln zumindest in der Amplitudengröße glichen, konnte man vermuten, daß auch ein geringerer tagesperiodischer Temperaturwechsel schon Bewegungen auslöst.

Um das zu prüfen, wurden den Pflanzen zunächst 6 Tage Dauerlicht bei 21° geboten (Leuchtstoffröhren 4200 Lux); anschließend wurde 3 Tage lang die Temperatur zwischen 21 und 20° im Rhythmus 12:12 Std gewechselt und zum Schluß folgte wieder ein Tag mit konstant bleibender Temperatur (20°).

Die Blüten, deren Bewegung im Dauerlicht bei 21° am 6. Versuchstag zum Stillstand gekommen war (Abb. 10), führten nach dreimaliger Einwirkung eines tagesperiodischen Temperaturwechsels von 21:20°

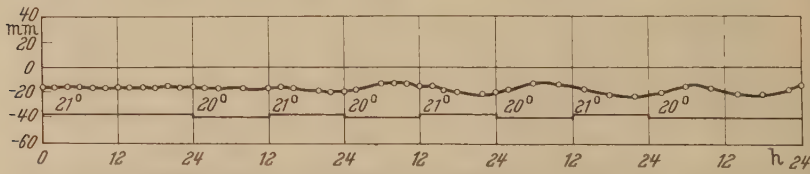

Abb. 10. Blütenblattbewegung im Dauerlicht von 4200 Lux bei 21° und im 12:12stündigen Temperaturwechsel von 21/20°

deutliche Bewegungen aus (Amplitude ungefähr 10 mm), die sich anschließend bei konstanter Temperatur fortsetzten. Es ist also bei Versuchen über die endogene Tagesrhythmik unter Umständen sehr wichtig, auf völlige Temperaturkonstanz zu achten.

Zusammenfassend ergibt sich also, daß Blütenblattbewegungen im *Dauerlicht* am besten bei 20° und niedrigen Lichtintensitäten (wenige 100 Lux) möglich sind und daß für die Auslösung der Bewegung ein Temperaturwechsel von 20/15° bei hohen Intensitäten (einige 1000 Lux) am meisten geeignet ist. Aber auch eine Temperaturdifferenz von nur 1° ruft im Wechsel von 21/20° Blütenblattbewegungen hervor.

3a. Blütenblattbewegungen in Licht-Dunkel-Wechseln bei konstanten Temperaturen

Bünsow (1953a) hat die Bewegungen der Blütenblätter in sehr verschiedenartigen Licht-Dunkel-Wechseln bei Normaltemperaturen (20°) verfolgt. Hier sollen nur die Cyclen untersucht werden, welche für die Auslösung der Blütenbildung bei *Kalanchoë* von besonderer Bedeutung sind. Das ist 1. der Cyclus 9:15[1], der bei *Kalanchoë* am schnellsten zur Anlegung von Blüten führt, und 2. der Cyclus 12:12, der in der Nähe der „oberen kritischen Tageslänge" dieser Pflanze liegt (mit $12^1/_2$ Std Licht pro Tag und darüber kommt *Kalanchoë* nicht mehr zur Blütenbildung). Zunächst wurde ermittelt, wie die Blütenblattbewegung in diesen Cyclen bei verschiedenen, konstant bleibenden Temperaturen verläuft.

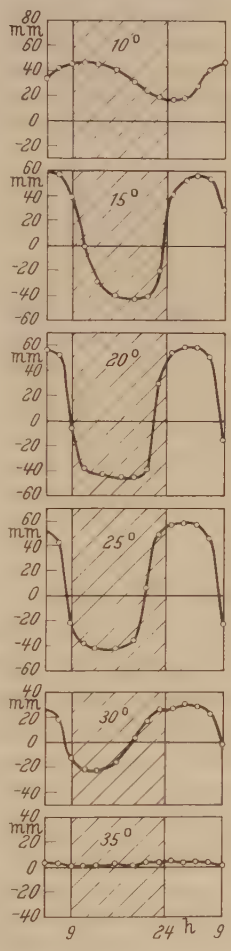

Abb. 11

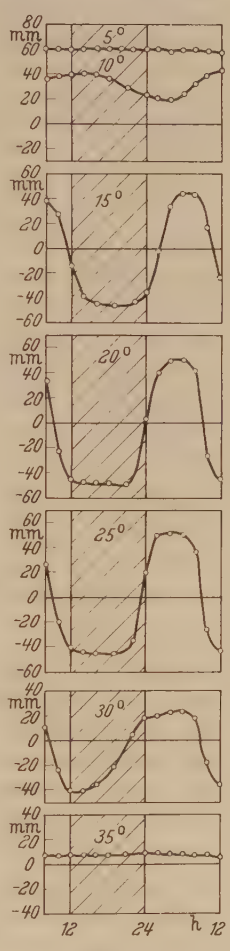

Abb. 12

Abb. 11. Ausschnitte aus Bewegungskurven im 9:15stündigen Licht-Dunkel-Wechsel bei den angegebenen Temperaturen, nach Mittelwerten aus je 7 Blütenblattbewegungen

Abb. 12. Wie Abb. 11, jedoch für 12:12stündigen Licht-Dunkel-Wechsel

[1] 9 Std Licht, 15 Std Dunkelheit pro Tag; die Dunkelzeiten sind jeweils unterstrichen.

Die Pflanzen wurden mit Leuchtstoffröhren beleuchtet (4200 ± 300 Lux) und Temperaturen von 5, 10, 15, 20, 25, 30 und 35° ausgesetzt. In den Versuchen mit 5° und 10° waren die Leuchtstoffröhren, wie auf S. 236 geschildert, außerhalb der Kammer über einem dreifachen, mit zwei evakuierten Zwischenräumen versehenen Glasfenster angebracht. Die Messungen begannen, nachdem die Pflanzen drei Tage den Versuchsbedingungen ausgesetzt waren, und dauerten 4 Tage. In diesen 4 Tagen war die Bewegung gleichförmig; die Bewegungsrhythmik hatte sich also in den vorhergehenden 3 Tagen auf die veränderten Umweltsbedingungen eingestellt.

In Abb. 11 ist der Bewegungsablauf im Cyclus 9:15, in Abb. 12 im Cyclus 12:12 wiedergegeben. Im 5°-Versuch blieben die Blüten starr. In diesem Falle betrug die Lichtintensität nur 2900 Lux, aber auch mit 6000 Lux (Leuchtstoffröhren) und 10000 Lux (Quecksilberdampflampen) war keine Bewegung auszulösen. Bei 10° führten die Blüten im Licht-Dunkel-Wechsel Bewegungen aus, im Gegensatz zum Dauerdunkel, wo bei dieser Temperatur nur eine Schwingung vollendet wurde. Am ausgeprägtesten war die Bewegung bei 15, 20 und 25°, bei 30° war sie schwächer und hörte bei 35° so gut wie ganz auf. Das Öffnungsmaximum fiel (abgesehen von den 10°-Kurven) etwa in die Mitte der Lichtzeit, das Minimum und die Öffnungsbewegung wurden aber mit zunehmender Temperatur vorverlegt.

3b. Blütenblattbewegungen in Licht-Dunkel-Wechseln mit unterschiedlicher Tages- und Nachttemperatur

Schwemmle (1957) hat gezeigt, daß im 12:12stündigen Licht-Dunkel-Wechsel eine geringe Blütenblattbewegung noch stattfindet, wenn die Temperatur von 35° nur in der Dunkelheit herrscht, das Licht aber bei 20° gegeben wird. Dabei fand eine Umkehr der Rhythmik statt: Die Blüten waren in der (kalten) Lichtphase geschlossen, in der (warmen) Dunkelphase geöffnet! Der Wechsel von hoher und tiefer Temperatur wirkte in diesem Fall also stärker steuernd auf die Rhythmik als der gegensinnig laufende Licht-Dunkel-Wechsel. Es erschien daher von Interesse, die Blütenblattbewegung in dem Cyclus 9:15 zu untersuchen, wobei die 9stündige Lichtzeit bei 20° und die 15stündige Dunkelzeit bei 35° gegeben wurde.

Die Pflanzen bekamen Licht von Leuchtstoffröhren (4200 Lux). Am Beginn einer jeden Dunkelzeit wurden sie in eine andere Klimakammer mit der entsprechenden Temperatur getragen und am Ende der Dunkelzeit wieder zurück unter das Leuchtaggregat gestellt.

In Abb. 13 sind 2 Kurven wiedergegeben, von denen die schwächer ausgeprägte untere im Januar, die andere im Mai aufgenommen wurde. Die Ergebnisse entsprechen ganz denen von Schwemmle (1957): Auch im Cyclus 9:15 waren Blütenblattbewegungen möglich, wenn die Dunkeltemperatur 35° betrug, die Tagestemperatur aber 20°. Die Rhythmik

stellte sich so ein, daß die Blüten in der warmen Phase geöffnet waren, obwohl dann Dunkelheit herrschte, und das Kurvenminimum im Licht lag.

Es blieb jetzt noch die Frage zu klären, ob Blütenblattbewegung möglich wäre, wenn nicht die Dunkelzeit sondern die Lichtzeit mit hoher Temperatur kombiniert würde.

Die Versuchsanordnung glich der im vorigen Versuch, nur wurde im Cyclus 9:15 und 12:12 Licht bei 35° gegeben; die Temperatur in der 15- bzw. 12stündigen Dunkelzeit betrug 20°.

Die Kurven in Abb. 14 zeigen, daß auch in diesem Fall Bewegungen möglich sind, wenn auch die Amplitude nicht sehr groß war.

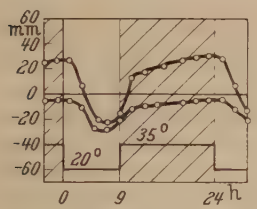

Abb. 13

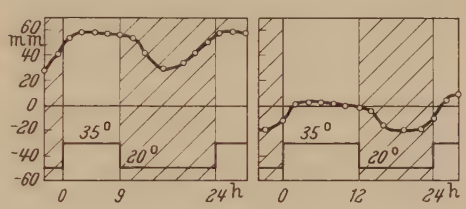

Abb. 14

Abb. 13. Ausschnitte aus Bewegungskurven im Cyclus 9:15. Temperatur in der 9stündigen Lichtzeit 20°, in der 15stündigen Dunkelzeit 35°

Abb. 14. Ausschnitte aus Bewegungskurven im Cyclus 9:15 (links) und 12:12. Temperatur in der 9- bzw. 12stündigen Lichtzeit 35°, in der Dunkelzeit 20°

Die Temperaturverhältnisse beeinflussen den Verlauf der Blütenblattbewegungen in Licht-Dunkel-Wechseln also ganz erheblich; unter Umständen richtet sich die Bewegung nach einem gegebenen Temperaturcyclus aus und nicht nach dem Licht-Dunkel-Wechsel.

Anmerkung: In den Versuchen, in denen die Pflanzen Temperaturen von 35° ausgesetzt waren, traten an den Blättern nekrotische Stellen auf. Blüten, die sich zur Zeit der Einwirkung hoher Temperatur im Knospenstadium befanden, öffneten sich wesentlich später und waren häufig verkrüppelt.

II. Auslösung der Blütenbildung bei verschiedenen Temperaturen

1. In Licht-Dunkel-Wechseln

Zur Frage nach der Abhängigkeit der Stärke der Blühinduktion von der Temperatur sei hier zunächst ein Versuch wiedergegeben, bei dem alle Pflanzengruppen gleichzeitig den Versuchsbedingungen ausgesetzt waren. Die Ergebnisse sind daher miteinander vergleichbar. Es hatte sich nämlich gezeigt, daß Gruppen, die nacheinander in den Versuch genommen wurden, sich schon wegen der unterschiedlichen Bedingungen der Vor- und Nachkultur im Gewächshaus in den Ergebnissen unterschieden.

Vegetative Pflanzen wurden in Klimakammern 15 Tage den Licht-Dunkel-Wechseln 9:15 und 12:12 ausgesetzt. Die Lichtintensität betrug 3400 Lux ± 400

(Leuchtstoffröhren). Für die Gruppen, die 12 Std Licht und 12 Std Dunkelheit erhielten, wurde das Licht in der Kammer während 12 Std ausgeschaltet. Die Gruppen mit 9:15 Std blieben ebenfalls in der Kammer stehen, sie wurden aber nach 9 Std Licht mit Dunkelstürzen bedeckt, so daß sie 15 Dunkelstunden erhielten. Die Induktionsstärke der Cyclen 9:15 und 12:12 wurde bei konstanten Temperaturen von 15, 20, 25, 30 und 35° untersucht und in den Temperaturwechseln 35/20° und 20/35° (die unterstrichenen Temperaturen stellen die Dunkeltemperaturen dar). Die Gruppen mit 35°-Licht- und 20°-Dunkelperiode bzw. 20°-Licht- und 35°-Dunkelperiode wurden am Anfang und Ende einer jeden Lichtzeit jeweils in die Kammer mit der entsprechenden Temperatur getragen. In der 20°-Kammer fiel nachts die Temperatur aus technischen Gründen auf 19°. Jede Versuchsgruppe bestand aus 9 Pflanzen, so daß $7 \times 2 \times 9 = 126$ Pflanzen gleichzeitig im Versuch waren.

Die Ergebnisse sind in Tabelle 3 zusammengefaßt. Im Cyclus 9:15 kamen bei 15, 20, 25 und 30° alle Pflanzen zum Blühen[1]. Bei 35° traten

Tabelle 3. *Wirkung der Temperatur auf die Stärke der Blühinduktion bei Kalanchoë.*

„Vegetative Inflorescenzen" (s. Methodik) sind unter den blühenden Pflanzen zusätzlich (in Klammern) aufgeführt und in der Blütenzahl mit dem Wert 0,5 verrechnet. Für vegetativ gebliebene Pflanzen wurde in der Rubrik „Sichtbarwerden der Inflorescenzanlagen" (Tage nach Versuchsbeginn) der Wert 100 eingesetzt.

		15°	20°	25°	30°	35°	35/20°	20/35°
9:15	Zahl der Pflanzen je Gruppe	9	9	9	9	9	9	9
	Blühende Pflanzen	9	9	9	9	0	9	9
	Sichtbarwerden der Inflorescenzanlagen (Tage mit mittl. Fehler)	30,4 ±0,8	23,0 ±0,7	23,3 ±1,5	31,0 ±2,1	100	21,4 ±0,9	27,8 ±0,7
	Blütenzahl je Pflanze	127,4	157,8	187,1	152,6	—	152,7	201,2
12:12	Zahl der Pflanzen je Gruppe	9	9	9	9	9	9	9
	Blühende Pflanzen	0	0 (1)	9	0 (1)	0	9	0
	Sichtbarwerden der Inflorescenzanlagen (Tage mit mittl. Fehler)	100	92,8	34,3 ±3,3	92,3	100	35,3 ±1,9	100
	Blütenzahl je Pflanze	—	0,06	125,4	0,06	—	52,3	—

keine Blüten mehr auf; bei dieser Temperatur bekamen die Pflanzen nekrotische Stellen an Blattspitzen und -rändern. Wirkte die Temperatur von 35° dagegen nur in der Lichtzeit oder nur in der Dunkelzeit ein, so verhinderte sie die Auslösung der Blütenbildung nicht. Ob das daher

[1] In einem anderen Versuch konnte bei 10° im Cyclus 9:15 keine Blütenbildung ausgelöst werden.

kommt, daß die schädigende Temperatur nur während eines Teiles des Tages einwirkte (und damit die Schäden geringer waren) oder ob ein günstiger Einfluß der Thermoperiode (vgl. WENT) vorlag, dürfte schwer zu entscheiden sein. Die Zeitspanne bis zum Sichtbarwerden der Blütenstandsanlagen war im Cyclus 9:15 in der Gruppe 35/20° kürzer als in der Gruppe 20/35°. Der Unterschied ließ sich statistisch sichern ($P<0{,}0002$) und reproduzieren. Daß in der Gruppe 20/35° die Blütenzahl größer war als in 35/20°, muß als Zufallergebnis angesehen werden; es konnte nicht reproduziert werden. Das Temperaturoptimum für die Blühinduktion lag bei etwa 25°, wie aus den Ergebnissen im Cyclus 12:12 hervorgeht. Im Cyclus 9:15 wurden allerdings die Blütenstandsanlagen nach einer Induktion bei 20° etwas früher sichtbar als bei 25°, der Unterschied war aber gering und statistisch nicht gesichert.

Bei RÜNGER (1956 und 1958a, b) lag das Optimum für die Induktion bei 20°, bei 30° ließen sich die Pflanzen nicht mehr zur Blütenbildung bringen, ebenso nicht im Temperaturwechsel 20/35° (9:15), wohl aber im Temperaturwechsel 35/20°. Worin diese tiefere Lage des Temperaturoptimums und -maximums begründet liegt, in der Methodik (Tageslicht; Luftfeuchtigkeit 80—95%), im Material (Sorte „Tom Thumb") oder in welchen anderen Ursachen, läßt sich nicht angeben.

In unseren Versuchen sollte das endogen-tagesrhythmische Verhalten von *Kalanchoë* zur Blühreaktion in Beziehung gebracht werden. Beide sind besonders schlecht in Einklang zu bringen in dem Versuch, der in Tabelle 3 in der letzten Spalte angeführt ist. Wurde den Pflanzen 9 Std Licht je Tag bei 20° und 15 Std Dunkelheit bei 35° geboten, so legten sie Blüten an, obwohl das Licht ja (s. Abb. 13) überwiegend in die „skotophile Phase" der endogenen Tagesrhythmik fiel (angezeigt durch geschlossene Blüten). Es könnte nun gerade in diesem Versuch ein methodischer Fehler vorgelegen haben insofern, als die Pflanzen, die nach der Lichtzeit aus dem 20°-Raum in den 35°-Raum getragen und dort mit einem Dunkelsturz bedeckt wurden, sich unter diesem an die Temperatur nur langsam anglichen. Deshalb wurde ein weiterer Versuch angesetzt, bei dem die Pflanzen ihre Dunkelzeit in der 35°-Kammer ohne Dunkelsturz verbrachten. Tatsächlich war dieses Mal der Blühimpuls geringer, von 9 Pflanzen kamen aber immerhin noch 5 zur Blüte, so daß zumindest die Blühhemmung des in die skotophile Phase fallenden Lichtes nicht sehr groß sein konnte.

Diese Erscheinung wurde mit veränderter Versuchsanordnung weiterverfolgt und dabei gleichzeitig die schon zu Schäden führende Temperatur von 35° vermieden.

Je 4 blühende und 9 vegetative Pflanzen wurden in zwei Klimakammern bei 20° aufgestellt. An den blühenden Pflanzen wurde der Verlauf der endogenen Tagesrhythmik an Hand der Öffnungs- und Schließbewegungen der Blüten verfolgt, und zwar in jeder der beiden Kammern an mindestens 4 Blüten gleichzeitig. In einer Kammer bekamen die blühenden und vegetativen Pflanzen 15 Tage lang immer dann 2—6 Std Licht, wenn die Blüten geöffnet waren (d. h. in der photo-

philen Phase), in der anderen dann, wenn sie geschlossen waren (skotophile Phase). Die Lichtintensität (Leuchtstoffröhren) betrug in jeder Kammer bei den blühenden Pflanzen (in Höhe der Blütenstände) und bei den vegetativen Pflanzen, die zur Blütenbildung veranlaßt werden sollten (und die etwas erhöht unter demselben Leuchtaggregat standen), 5000 Lux ± 300.

Abb. 15. Blütenblattbewegung bei 20°. Die Lichtzeiten fielen jeweils in die Abschnitte der größten Blütenöffnung. Abszisse: Stunden nach Versuchsbeginn. Am 6. Versuchstag wurde eine neue Blüte benadelt

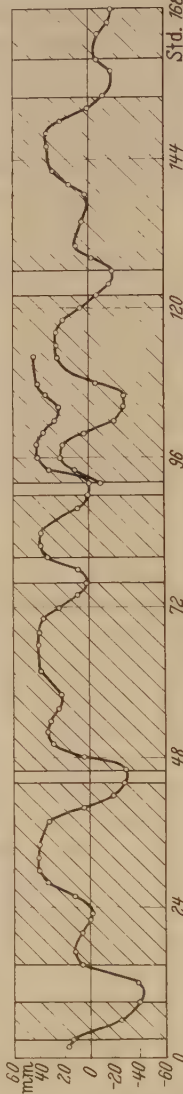

Abb. 16. Blütenblattbewegung bei 20°, wie in Abb. 15, jedoch fielen die Lichtzeiten jeweils in die Abschnitte der geringsten Blütenöffnung („skotophile Phase")

Bei den Pflanzen, die das Licht zur Zeit der maximalen Blütenöffnung bekamen, veränderte sich die zeitliche Lage der Kurvenmaxima und -minima kaum; wie zu erwarten war, trat einmal am Tag ein Maximum auf. Etwa zur Zeit dieses Maximums wurde täglich Licht gegeben (Abb. 15 für die ersten 7 Versuchstage). Erhielten die Pflanzen aber Licht z. Z. der skotophilen Phase (Blüten geschlossen), so störte das den normalen Ablauf der Rhythmik ganz erheblich (Abb. 16): Die Blüten gingen, wenn auch das Licht schon wieder abgeschaltet war, zu einer Öffnungsbewegung über, blieben kurze Zeit geöffnet, vollführten eine schwache Schließbewegung, die zu einem kleinen „Zwischenminimum" führte, und öffneten sich dann wieder. Dieses zweite Öffnungsmaximum befand sich stets gerade 24 Std nach Einwirkung der letzten Lichtzeit, die in dieser Versuchsgruppe ja in einem Öffnungsminimum (skotophile Phase) geboten wurde.

Licht, das nur in eine skotophile Phase (Öffnungsminimum der Blüten) fällt, steuert also die Rhythmik so, daß etwa 24 Std später eine

photophile Phase (Öffnungsmaximum) folgt. Diese steuernde Wirkung hat schon Licht von 2 Std Dauer.

Dieser eben besprochenen Versuchsgruppe wurde nun nicht alle 24 Std Licht gegeben, sondern es wurde gewartet, bis die Blüten sich wieder schlossen; das Licht wurde dann erst in diesem zweiten Öffnungsminimum eingeschaltet, das meistens stärker ausgeprägt war als das „Zwischenminimum". Die Dunkelzeiten waren also länger als in der ersten Versuchsgruppe, und die Pflanzen bekamen, von einer Ausnahme abgesehen, nur in etwa 33 Std einmal Licht. Wären die Pflanzen während der „Zwischenminima" beleuchtet worden, so wären die Dunkelperioden zu kurz geworden, was nach allen bisherigen Erfahrungen an *Kalanchoë* einem Blüherfolg abträglich ist (s. auch Schmitz 1951). Wie Abb. 16 zeigt, gelang es nicht immer, das Licht genau auf das Öffnungsminimum zu begrenzen, denn es läßt sich kaum mit Sicherheit vorhersagen, wie lange eine Blüte noch im Öffnungsminimum verharren bzw. wann sie in eine Öffnungsbewegung übergehen wird. Im Laufe des Versuches erhielten die Pflanzen der ersten Gruppe (Licht in der photophilen Phase, Abb. 15) 15 Langnächte (mindestens je 14 Std) und insgesamt 48 Std Licht, die Pflanzen der zweiten Gruppe (Licht in der skotophilen Phase, Abb. 16) 10 Langnächte und 2 Kurznächte (von 6 und 10 Std) und insgesamt 44 Std Licht.

Die Induktionswirkung des zu verschiedenen Zeiten der endogenen Tagesrhythmik gebotenen Lichtes war unterschiedlich: Die 9 Pflanzen, die Licht in der photophilen Phase bekamen, legten alle in kurzer Zeit Blüten an, und zwar wurden die Anlagen durchschnittlich 21 Tage nach Versuchsbeginn sichtbar. Von den anderen (Licht in der skotophilen Phase) kamen nur 8 von 9 nach erst 33 Tagen zur Anlage von Blüten. Die Lichtwirkung war im zweiten Fall also bedeutend geringer. Immerhin wurde aber das Ergebnis des früher besprochenen Versuches (Tabelle 3, letzte Spalte) gestützt:

Licht, das nur in der „skotophilen Phase" der endogenen Tagesrhythmik geboten wird, *kann* Blütenbildung auslösen.

2. Blühinduktion im Dauerlicht und Dauerdunkel

Zur weiteren Aufklärung des Zusammenhanges zwischen eTR und Blühverhalten bei *Kalanchoë* sollten Versuche im Dauerlicht und Dauerdunkel dienen. In einem früheren Experiment hatte sich ergeben, daß ein tagesperiodischer Temperaturwechsel von 20/15° im Dauerlicht periodische Blütenblattbewegungen auslöst (Abb. 8 oben), die bei 4000 Lux fast ebenso ausgeprägt sind (Abb. 9 oben), wie Bewegungen in Licht-Dunkel-Wechseln. Besteht nun eine enge Verbindung zwischen endogener Tagesrhythmik und der Stärke der Blühinduktion, etwa derart, daß die Blütenbildung gefördert wird, wenn die Rhythmik gut ablaufen kann, dann ließe sich im Dauerlicht eine Blühförderung durch einen täglichen Temperaturwechsel erwarten.

Auf den ersten Blick scheint der Versuch, bei einer Kurztagpflanze im Dauerlicht Blütenbildung hervorzurufen, wenig erfolgversprechend zu sein. Ganz ohne Aussichten erschien er jedoch nicht:

Wallrabe (zit. nach Harder und Bode 1943) hat bei *Kalanchoë* Blüten erhalten, wenn täglich nach 9 Std Tageslicht 15 Std Schwachlicht (20 Lux) gegeben wurde, die Pflanzen also im Dauerlicht standen. Auch Melchers (1956) berichtet, daß bei *Kalanchoë* in einer Kontrollgruppe eines Versuches im Dauerlicht Blüten auftraten, und die Kurztagpflanzen *Soja* und *Perilla* kommen unter Umständen ebenfalls im Dauerlicht zur Blüte (s. Haupt 1954); *Perilla* z. B. dann, wenn die Lichtintensität relativ niedrig gehalten wird (de Zeeuw 1954).

Im folgenden Versuch wurden zwei Lichtintensitäten verwandt, eine hohe (2000 Lux ± 200, Leuchtstoffröhren), bei der die Rhythmik, wie vorher festgestellt, unter der Einwirkung von Temperaturcyclen stark ausgeprägt ist (Abb. 9 oben), und eine niedrige (50 Lux ± 10), die vielleicht, entsprechend den Versuchen Wallrabes und de Zeeuws, doch eine bessere Induktionswirkung zeitigen würde. Es mußte damit gerechnet werden, daß der Blühimpuls im Dauerlicht nur sehr gering sein würde. Deshalb wurde den 2000-Lux-Pflanzen zum Teil ein zusätzlicher schwacher photoperiodischer Blühimpuls gegeben: Eine Gruppe bekam vor der Einschaltung des Dauerlichtes 5 Kurztage, eine andere Gruppe 3 Kurztage; die dritte 2000-Lux-Gruppe (18 Pflanzen statt 9 wie in den vorigen Gruppen) wurde wie die 50-Lux-Gruppe ohne vorherige Kurztagbehandlung in das Dauerlicht gestellt. So konnte sich eine etwaige geringe Induktionswirkung im Dauerlicht mit der von 5 bzw. 3 Kurztagen summieren und einen vermehrten Blüheffekt geben.

Unter denselben Temperaturbedingungen (20/15° im Wechsel 9:15 = 9 Std 20°, 15 Std 15°, hergestellt durch Umschalten der Klimakammer) wurden drei Dauerdunkelgruppen mit vorher gebotenen 5, 3 und 0 Kurztagen angesetzt; sie standen in derselben Klimakammer unter Dunkelstürzen. Diese Dunkelstürze waren etwa 1 m hoch und hatten unten und oben lichtdichte Öffnungen, so daß ein gewisser Luftaustausch gewährleistet war. Die Dauerdunkelgruppen wurden nicht täglich gegossen, sondern einige Male im Laufe des 7wöchigen Versuches „getaucht", d. h., die Töpfe wurden bis zur Wassersättigung in Wasser gestellt. Diese Bewässerung erfolgte bei sehr schwachem grünen Licht (weniger als 1 Lux etwa 15 min je Gruppe). — Die gleichen 3 Starklicht-, 1 Schwachlicht- und 3 Dauerdunkelgruppen gab es auch in zwei Parallelen, die sich von dem oben beschriebenen Versuch dadurch unterschieden, daß statt der Wechseltemperatur von 20° zu 15° konstante Temperatur von 20 bzw. 15° herrschte. Der Versuch mit der Wechseltemperatur dauerte 7 Wochen, die Parallelversuche mit konstanter Temperatur 5 Wochen. Eine Kontrolle (je eine Gruppe mit 5, 3 und 0 Kurztagen) stand im Gewächshaus.

Bei Versuchsende waren die Blätter der Dauerstarklichtgruppen (besonders die obersten) gelbgrün und einige waren abgefallen (je Pflanze etwa 4 von 24), die der Schwachlichtgruppen waren dunkelgrün und sahen gesund aus. Die Dauerdunkelgruppen hatten ebenfalls Blätter abgeworfen; an den obersten drei Internodien waren die Blattpaare gelblich gefärbt, sie ergrünten aber nach Versuchsende im Gewächshaus in wenigen Tagen.

Die Versuchsergebnisse kann man aus Tabelle 4 entnehmen: Im Dauerlicht trat weder bei Wechseltemperatur (20/15°) noch bei konstanter Temperatur (20 bzw. 15°) Blütenbildung ein. Ein durch 5 Kurztage gegebener Blühimpuls wirkte sich aber bei niedrigen Temperaturen (15°; 20/15°, worin 15 Std 15° enthalten sind) etwas besser aus als im Gewächshausklima. Bei nur 3 Kurztagen traten noch einige „vegetative Inflorescenzen" auf.

Tabelle 4. *Blütenbildung nach einer Induktion im Dauerlicht und Dauerdunkel*

„Vegetative Inflorescenzen" sind bei den blühenden Pflanzen zusätzlich (in Klammern) aufgeführt und in der Blütenzahl mit dem Wert 0,5 verrechnet. Die Wechseltemperatur (20/15°) wirkte 7 Wochen auf die Pflanzen, die konstante Temperatur (20 bzw. 15°) 5 Wochen[1].

Versuchsbehandlung	Dauerlicht 2000 Lux			Dauerlicht 50 Lux	Dauerdunkel			Langtag im Gewächshaus		
Kurztage vor Versuchsbeginn	5	3	0	0	5	3	0	5	3	0
Zahl der Pflanzen je Gruppe	9	9	18	9	9	9	9	9	9	9
Blühende Pflanzen 20°	5 (3)	1 (5)	0 (3)	0	9	9	0 (2)			
15°	9	1 (4)	0 (1)	1	9	9	8			
20°/15°	7 (2)	0 (3)	0 (1)	0 (1)	9	9	8			
Gewächshaus	—	—	—	—	—	—	—	8	3 (2)	0
Blütenzahl je Pflanze 20°	1,7	0,4	0,08	0	227,3	212,3	0,1			
15°	35,3	0,3	0,03	0,1	185,7	223,2	126,1			
20°/15°	37,9	0,2	0,03	0,06	207,0	195,9	155,3			
Gewächshaus	—	—	—	—	—	—	—	2,8	0,4	0

[1] Die Zeit bis zum Sichtbarwerden der Blütenstandsanlagen ist nicht mit aufgeführt, da sie in den Dauerdunkelgruppen während der Dunkelzeit nicht bestimmt werden konnte. Die Blütenstandsanlagen erschienen in den Dauerdunkelgruppen ohne vorherige Kurztagbehandlung z. T. während der Dunkelzeit, meist aber einige Tage oder Wochen danach.

Anders liegen die Verhältnisse im Dauer*dunkel*: 5 und 3 Kurztage brachten an Pflanzen, die nachher einige Wochen lang im Dauerdunkel standen, etwa 200 Blüten hervor. (Schmitz [1951] hatte festgestellt, daß Dauerdunkel vor einer Kurztagperiode den Blühimpuls vergrößert.) Aber im Dauerdunkel wird *auch ohne vorher gegebene Kurztage* bei *Kalanchoë* Blütenbildung ausgelöst, und zwar bei tiefen Temperaturen (15°, 20/15°), nicht aber bei hohen (20°). Im Temperaturwechsel 20/15° war die Blütenzahl etwas größer; daraus darf aber wohl noch nicht der Schluß gezogen werden, daß hier die Induktionswirkung größer ist als bei 15°, um so weniger, als der Temperaturwechselversuch 7 Wochen dauerte, der 15°-Versuch aber nur 5 Wochen.

Der beschriebene Versuch hat also nicht zu dem Ergebnis geführt, daß im Dauerlicht durch tagesperiodische Temperaturcyclen Blütenbildung ausgelöst werden kann. Andere Cyclen, etwa der von 20/10° (Abb. 9 Mitte), in dem das Öffnungsmaximum in die Phase hoher

Temperatur fällt — im Gegensatz zum Cyclus 20/15° —, wurden nach diesem entmutigenden Resultat nicht untersucht.

Die Induktion im Dauerdunkel jedoch wurde in einigen weiteren Versuchen wiederholt, wobei vor allem die Beleuchtung mit grünem Licht während der Wassergabe vermieden wurde; das „Tauchen" fand in völliger Dunkelheit statt. Die Versuche wurden bei 15, 20 und 25° ausgeführt und dauerten 3, 5 und 7 Wochen. Dabei zeigte sich in allen Fällen, daß bei 20 und 25° keine Blütenbildung im Dauerdunkel zu erzielen war sondern nur bei 15°; der Blühimpuls war bei 7 Wochen Dunkelheit größer als bei 5 und 3 Wochen. Der Effekt war dabei nicht immer gleich stark ausgeprägt: Von den Gruppen, die 5 Wochen lang Dauerdunkel von 15° ausgesetzt waren, kam eine überhaupt nicht zur Blüte (dieser Versuch war im Dezember angesetzt, einem Monat, der wegen der ungünstigen Wachstumsverhältnisse — Vor- und Nachkultur im Gewächshaus bei geringen Lichtintensitäten — für Induktionsversuche nicht sehr günstig ist), in einem zweiten Versuch blühten von 9 Pflanzen 2 und in zwei weiteren Versuchen hatten 8 von 9 Pflanzen Blüten.

Die Versuche lassen vermuten, daß man bei geringer Änderung der Versuchsbedingungen zu noch einheitlicheren, d. h. stets positiven Ergebnissen kommen könnte. Es ist keineswegs sicher, daß für die Induktion im Dauerdunkel die optimale Temperatur mit 15° und die optimale Versuchsdauer mit 5 oder 7 Wochen gegeben ist. Auch wird, wie bei *Xanthium* (Hamner 1939), die Art der Vor- und Nachbehandlung der Versuchspflanzen von Einfluß sein. Hierüber jedoch läßt sich erst nach weiteren Versuchen Genaueres sagen.

C. Besprechung

In der vorliegenden Arbeit wurde stets davon ausgegangen, daß die Blütenblattbewegung von *Kalanchoë* den Verlauf der endogenen Tagesrhythmik widerspiegelt. Nach allen bisherigen Befunden liegt auch kein Grund vor, an der Richtigkeit dieser Annahme zu zweifeln.

Einzig die im experimentellen Teil beschriebene Tatsache, daß Licht, welches in eine „skotophile" Phase fällt (angezeigt durch ein Öffnungsminimum der Blüten), trotzdem blühfördernd wirken kann, könnte man als ein Anzeichen dafür betrachten, daß der Verlauf der endogenen Tagesrhythmik und der der Blütenbewegung nicht in jedem Fall übereinstimmt. Doch müßten gerade diese Verhältnisse noch eingehender untersucht werden. Die Unstimmigkeit kann ja schon dadurch überwunden werden, daß man, wie es hier geschieht (s. unten), Bereiche mehr oder minder großer Blühförderung des Lichtes im Verlauf der eTR und nicht solche einer Blühhemmung annimmt.

Auch im folgenden wird daher der Verlauf der endogenen Tagesrhythmik mit dem der Blütenblattbewegungskurve gleichgesetzt.

Periodenlänge im Dauerdunkel. Die Temperaturabhängigkeit der Periodenlänge der endogenen Tagesrhythmik ist bisher am eingehendsten an *Phaseolus multiflorus* untersucht worden (s. auch Einleitung). Die *Kalanchoë*-Blütenblätter (s. Tabelle 1) reagierten im ganzen ähnlich wie die Primärblätter dieser Pflanzen: Die erste Periode nach Übertragung der Pflanzen in verschieden hohe Temperaturen war um so länger, je tiefer die Temperatur lag (für *Phaseolus* s. Bünning 1932 und 1958, S. 30, Leinweber 1956). In den folgenden Perioden wurde diese „positive Temperaturabhängigkeit" vermindert, blieb aber bei *Kalanchoë* [im Gegensatz zu *Phaseolus* (Leinweber 1956)] zwischen 20, 25 und 30° noch bestehen, während bei 15° die Rhythmik so stark beschleunigt wurde, daß eine schwache „negative Temperaturabhängigkeit" zwischen 15 und 20° auftrat: Die Perioden waren bei 15° in der 2.—6. Periode kürzer als bei 20°. Die anfängliche Verzögerung im Ablauf der eTR bei 15° wurde dadurch wieder aufgeholt („kompensiert") und die an sich schon schwache Temperaturabhängigkeit der Periodenlänge ($Q_{10} = 1{,}2$ in der ersten Periode) noch weiter verringert, nämlich bis auf einen Q_{10} von 1,1 und weniger.

Die Temperaturgrenzen der tagesperiodischen Bewegung bei *Kalanchoë* glichen ebenfalls denen von *Phaseolus* (13 und 30° bzw. 10 und 30°), das Verhalten in tiefen Temperaturen war jedoch unterschiedlich: Bei ungefähr 10° treten bei *Phaseolus* „Kurzschwingungen" mit einer Periodenlänge von 8—18 Std auf (Bünning und Tazawa 1957), die *Kalanchoë*-Blütenblätter (Abb. 2) blieben dagegen starr.

Die in einem weiten Bereich geringe Temperaturabhängigkeit der endogenen Tagesrhythmik kann als eines ihrer Hauptmerkmale gelten; sie wurde auf die Beteiligung mehrerer Vorgänge mit unterschiedlichen Temperaturkoëffizienten zurückgeführt (s. Schwemmle 1953, Bünning und Tazawa 1957). Ein weiterer Hinweis darauf ist der Ablauf der Blütenblattbewegung von *Kalanchoë* im Dauerdunkel bei verschiedenen Temperaturen: Unter konstanten Bedingungen (vgl. Abb. 2) liefen bei *Kalanchoë* die Prozesse, die zur Blütenschließung führen, bei hohen Temperaturen beschleunigt ab, bei tiefen verlangsamt, und die Prozesse, die eine Blütenöffnung zur Folge haben, waren bei tiefen Temperaturen beschleunigt und bei hohen verlangsamt.

Über *Auslösung und Steuerung der endogenen Tagesrhythmik durch Temperaturwechsel* ist weniger bekannt als beispielsweise über die Temperaturabhängigkeit der Periodenlänge.

Schmidle (1951) und Uebelmesser (1954) induzierten durch Temperaturänderungen eine Sporangienabschußrhythmik bei *Pilobolus*, und Bühnemann (1955) gibt an, daß die Sporulationsrhythmik von *Oedogonium* durch einen Temperaturwechsel von 27,5/25° gesteuert werden kann. Die Bewegungen der Primär-

blätter von *Phaseolus* sind ebenfalls durch Temperaturcyclen regulierbar, und zwar im Dauerlicht (Pfeffer 1907) sowohl wie im Dauerdunkel (Stern und Bünning 1929). Ausgelöst wird die Bewegungsrhythmik bei *Phaseolus* im Dunkeln außer durch einen Lichtreiz auch durch einen Wärmereiz (Bünning 1932); Cremer (1923) gibt dafür ein Beispiel.

Der Befund, daß bei *Kalanchoë* ein Temperaturwechsel nur im Dauerlicht die Rhythmik auslöst, könnte wohl so erklärt werden, daß im *Dauerdunkel* für eine Auslösung die energetischen Voraussetzungen fehlen, die im *Dauerlicht* gegeben sind. Mangelnde Energieversorgung könnte auch ein Grund für das schnelle Abebben der Rhythmik in hohen Temperaturen im Dauerdunkel sein, und geringer Energieverbrauch bei tiefen Temperaturen könnte die Ursache sein für das verhältnismäßig wenig geschwächte Auftreten der Rhythmik nach 9tägigem Aufenthalt der Pflanzen in 5°.

Endogene Tagesrhythmik und Blühinduktion bei verschiedenen Temperaturen. Wie in den früheren Arbeiten (Bünsow 1953a, b, Schwemmle 1957 und in Vorbereitung) lassen sich zwischen dem Bewegungsablauf der Blüten und den Ergebnissen der Induktionsversuche Parallelen ziehen.

Zum Beispiel wurde (Abb. 11 und 12) die Öffnungsbewegung der Blüten (Kurvenanstieg), die bei 10° noch in die Lichtzeit fällt, mit steigender Temperatur vorverlegt, und in gleicher Weise stieg die Blütenzahl mit der Behandlungstemperatur an. Der bei 30° wieder geringere Blüherfolg paßte sich diesem Schema nicht ohne weiteres an, während die Bewegungskurve bei 35° (keine Blütenblattbewegung) mit den Blühergebnissen (keine Blüten) wieder gut übereinstimmte. In ähnlicher Weise läßt sich die Induktionswirkung bei 20° in den Cyclen 9:15 und 12:12 mit den entsprechenden Bewegungskurven vergleichen. Dabei fällt auf, daß im Cyclus 12:12, im Gegensatz zum Cyclus 9:15, die zweite Hälfte der Schließbewegung noch in die Lichtzeit fiel. Bünsow (1953a) hat daraus, da gleichzeitig der Blüherfolg praktisch Null wird, den Schluß gezogen, daß die etwa 3 Lichtstunden, die in die Endphase der Schließbewegung treffen, die gleiche blühhemmende Wirkung haben, wie die vorhergehenden 9 Lichtstunden eine fördernde. Dieser Schluß kann für 25° nicht gelten, denn im Cyclus 12:12 kam es bei 25° noch zur Blütenbildung, obwohl auch hier die Schließbewegung in die Lichtzeit fiel.

Vielleicht könnte aber die Abhängigkeit der Induktionsstärke von der Temperatur besser durch folgendes Schema (durch das die Frage der Mitwirkung der eTR am Zustandekommen der Blühreaktion nicht berührt wird) gedeutet werden (s. hierzu auch Harder u. Mitarb. 1942 und 1943, Melchers und Lang 1948, Nanda und Hamner 1959): Danach benötigen die bei Kurztagpflanzen obligatorisch in der Dunkelheit ablaufenden physiologischen Prozesse, die zur Blütenbildung führen, eine Mindestzeit, die bei höherer Temperatur kürzer sein kann als bei tiefer. Bei 25° genügen für diese Prozesse bei *Kalanchoë* 12 Std Dunkelheit (im Cyclus 12:12), bei 20° dürften 12 Std gerade die Mindestlänge der Dunkelzeit darstellen (geringer Blüherfolg im Cyclus 12:12)

und bei 15° schließlich reichen 12 Std nicht mehr aus für den ungestörten Ablauf der Dunkelprozesse, wohl aber 15 Std (Blütenbildung im Cyclus 9:15). Bei 10° sind auch 15 Std noch zu wenig; es wäre interessant festzustellen, ob in Cyclen mit längerer Dunkelzeit als 15 Std auch bei 10° noch eine Blühinduktion möglich wäre. Der geringe Blüherfolg bei 30° wäre evtl. dadurch zu erklären, daß bei dieser Temperatur andere chemische Prozesse, die mit den vorher zitierten Dunkelprozessen konkurrieren, die Oberhand gewinnen.

Die Versuche, in denen die Pflanzen Licht nur in der „skotophilen Phase" der eTR (angezeigt durch geschlossene Blüten) bekamen, das aber, entgegen der Erwartung trotzdem zu einer, wenn auch schwachen, Blütenbildung führte, lassen sich auch mit der Zusatzhypothese von Bünsow (1953a, b) nicht erklären. Bünsow hat angenommen, daß bei *Kalanchoë* unter Bedingungen, die zu starker Epinastie führen (also Senkung der Blütenblätter = Kurvenanhebung, z. B. in Cyclen mit langen Dunkelzeiten), Licht in jedem Falle blühfördernd wirkt, gleichgültig, in welcher Phase der eTR es den Pflanzen geboten wird. Die Null-Linie der Bewegungskurven sollte dabei die Grenze der blühfördernden und blühhemmenden Wirkung des Lichtes darstellen, so daß unter Bedingungen, die nur positive Meßwerte bei der Blütenblattbewegung ergeben, keine Blühhemmung durch Licht mehr auftritt. Die Kurvenunterteile der hier wichtigen Bewegungskurven (Abb. 13 und 16) sind zwar etwas angehoben, sie befinden sich aber zum großen Teil noch unter der Null-Linie. Nach Bünsow müßte Licht zur Zeit der Minima *hemmend* auf die Blütenbildung wirken, was nicht der Fall ist. Wenn man bei *Kalanchoë* auch weiterhin einen gleichsinnigen Verlauf der (durch die Blütenblattbewegung angezeigten) eTR und der photoperiodischen Lichtwirkung annehmen will, müßte die erwähnte Zusatzhypothese dahingehend erweitert werden, daß ein Bewegungskurvenminimum nicht oder nicht immer eine skotophile Phase anzeigt sondern eine Phase verminderter Photophilie.

Die Frage, ob das Licht, das in die „skotophile Phase" der eTR fällt, in jedem Falle blühhemmende Wirkung hat, ist gerade an *Kalanchoë* häufiger untersucht worden. Für den 24 Std-Cyclus konnten Harder und Bode (1943) eine Blühhemmung eines solchen „Störlichtes" nachweisen, die im 9:15stündigen Licht-Dunkel-Wechsel um so größer war, je mehr es in die Mitte der Dunkelzeit, das Maximum der „skotophilen Phase" (Bünning 1950) fiel. Im 48 Std-Cyclus (Licht nur an jedem 2. Tag) gab es zwei Zonen hemmender Wirkung des Lichtes, die durch ein Gebiet fördernder Wirkung getrennt waren (Bünsow 1953b). Diese zwei Zonen hemmender Wirkung des Lichtes, die zwei „skotophilen Phasen" in der Theorie der eTR von Bünning entsprechen, konnte man aber, wie auch das Maximum der Blühhemmung in der Mitte der Dunkelzeit im 24 Std-Cyclus, noch damit erklären, daß Licht nur immer in der Nachbarschaft der Hauptlichtzeit Blühimpuls-zerstörend wirkt, mit zunehmender Entfernung von der Hauptlichtzeit

aber nicht mehr (vgl. hierzu Claes und Lang 1947). Eine Klärung sollte die Wirkung des Störlichtes im 72 Std-Cyclus bringen, in dem die Hauptlichtperiode nur an jedem 3. Tag gegeben wird. Entsprechende Versuche sind am beweiskräftigsten von Melchers (1956) durchgeführt worden. Melchers fand in der Mitte der 62stündigen Dunkelzeit einen Bereich, in dem Störlicht eine hemmende Wirkung auf die Blütenbildung hatte, der von den beiden anderen Blühhemmbereichen am Anfang und Ende der Dunkelzeit durch zwei Bereiche einer Blühförderung getrennt war. Einstündiges Licht, das in der Mitte der Dunkelzeit gegeben wurde, unterdrückte die Blütenbildung zwar nicht so stark wie Licht, das in die Nachbarschaft der Hauptlichtzeit fiel, die Blühreaktion war aber geringer als bei der Kontrollgruppe, die in der Dunkelzeit *kein* Störlicht erhielt. So schien der Schluß gerechtfertigt, daß Licht immer blühhemmend wirkt, wenn es in eine skotophile Phase der eTR fällt.

Nach dem Ergebnis der vorstehenden Versuche (S. 251—253) wäre noch folgende Deutungsmöglichkeit in Betracht zu ziehen: Zweistündiges Licht, das in eine skotophile Phase fällt, verschiebt nach Abb. 16 die Bewegungsrhythmik bei Fehlen einer Hauptlichtzeit so, daß 24 Std später eine photophile Phase auftritt statt einer skotophilen, wie es bei geregeltem Ablauf der eTR sein müßte. Selbst in einem 24 Std-Cyclus, in dem die Rhythmik *täglich* wieder neu durch die Hauptlichtzeit einreguliert wird, beeinflußt bei *Kalanchoë* Störlicht von nur 15 min Dauer ihren Verlauf (Bünsow 1953a). Danach könnte man die blüh„hemmende" Wirkung des Lichtes in der Mitte der 62stündigen Dunkelzeit mit einer Verschiebung der Rhythmik durch das Störlicht erklären; in der Hauptlichtzeit fällt dadurch Licht in eine weniger photophile Phase und es tritt eine verminderte Blütenbildung ein. „Blühhemmung" wäre dann also als eine verminderte Blühförderung aufzufassen.

Blühinduktion im Dauerdunkel. Der für die Theorie der Blütenbildung bei *Kalanchoë* wichtige Befund einer Auslösung der Blütenbildung im Dauerdunkel war um so unerwarteter, als es Harder und Gümmer (1947) nicht gelungen war, *Kalanchoë* im Dauerdunkel zum Blühen zu bringen[1]. Vielleicht lag in diesen Versuchen von Harder und Gümmer die Versuchstemperatur für eine Blühauslösung zu hoch, bei 20^0 kann ja im Dauerdunkel schon keine Blütenbildung mehr induziert werden.

Blühinduktion im Dauerdunkel ist auch an anderen Pflanzen gefunden worden. Leopold (1949) beobachtete Anlegung von Blüten an Kartoffeln, Erbsen und Bohnen, die alle von der Keimung an im Dauerdunkel gehalten waren. Entsprechendes fanden bei Verwendung künstlicher Nährböden mit Zuckerzusatz

[1] Nach mündlicher Mitteilung von Prof. Harder wurde der Versuch im Laufe von Jahren mehrmals wiederholt, u. a. auch mit sehr großen, alten Pflanzen, die viel Reservematerial in ihrem Stamm enthielten. Er verlief jedoch immer negativ bis auf ein einziges Mal. Da sich das Ergebnis später jedoch nicht reproduzieren ließ und sich keine Ursache für den positiven Ausfall ermitteln ließ, wurde auf seine Veröffentlichung verzichtet.

Gentcheff und Gustafsson (1940) bei Erbsen und Spinat, Sugino (1957) bei Sommerweizen. *Xanthium pennsylvanicum* (Hamner 1939), *Hyoscyamus niger* (Lang 1941), *Perilla crispa* (Lona 1949) und *Beta vulgaris* (Fife und Price 1953) können ebenfalls durch Dauerdunkel zum Blühen gebracht werden; bei *Xanthium* läßt sich die Wirkung der Lichtperiode, die der einzigen zur Blühauslösung nötigen Langnacht voraufgehen muß, durch Zuckergaben ersetzen (Liverman und Bonner 1953).

Für eine Auslösung der Blütenbildung durch Dauerdunkel ist also Voraussetzung Zuckerzufuhr oder Anwesenheit von Reservestoffen (s. auch de Zeeuw 1954). Letzteres dürfte für *Kalanchoë* zutreffen, die in ihrem Stamm Reservestoffe speichert. Dabei ist denkbar, daß im Dauerdunkel bei Temperaturen über etwa 20° zuviel von den Reservestoffen für andere Zwecke von der Pflanze verbraucht wird (Atmung, Restitutionsprozesse) und daher nicht genügend Material für die Vorgänge, die die Blütenbildung einleiten, zur Verfügung steht.

Über die Auslösung der Blütenbildung bei *Kalanchoë* läßt sich also nach allen bisher vorliegenden Experimenten zusammenfassend sagen:

1. Sie ist im Dauerdunkel möglich.

2. In geringem Maße wird Blütenbildung auch durch eine Lichteinwirkung zur Zeit des Blütenschlusses (maximale „Skotophilie") induziert.

3. Licht in der Nachbarschaft einer Hauptlichtzeit zerstört den von dieser ausgehenden Blühimpuls.

Zusammenfassung

1. Die endogen-tagesrhythmischen Blütenblattbewegungen von *Kalanchoë* lassen sich im Dauerdunkel zwischen 13 und 30° während 4—7 Tagen beobachten.

2. Unter 13° wird ein den Blüten gegebener Bewegungsimpuls gespeichert, bei 5° z. B. mindestens 9 Tage lang, bis er sich in höherer Temperatur wieder auswirken kann.

3. Die Periodenlänge der endogenen Tagesrhythmik im Dauerdunkel (ungefähr 22 Std) ist zwischen 13 und 30° nur wenig von der Temperatur abhängig (Q_{10} ungefähr = 1,1). Kompensationsprozesse spielen bei dieser geringen Temperaturabhängigkeit eine Rolle.

4. Der Übergang von Dauerlicht zu Dauerdunkel löst tagesperiodische Blütenblattbewegungen aus.

5. Im Dauerdunkel wird die Blütenblattbewegung durch einen Temperaturwechsel gesteuert.

6. 2 Std Licht, z. Z. der „skotophilen Phase" der endogenen Tagesrhythmik (angezeigt durch geschlossene Blüten) geboten, verschieben

die Rhythmik so, daß im darauffolgenden Dauerdunkel 24 Std später eine „photophile Phase" (angezeigt durch geöffnete Blüten) statt einer skotophilen folgt.

7. Im Dauerlicht von 100 Lux läßt sich bei 20° die Blütenblattbewegung mehrere Tage verfolgen, bei einigen 1000 Lux tritt nach kurzer Zeit „Lichtstarre" ein.

8. Bei 15, 25 und 30° wird die Bewegung der Blütenblätter im Dauerlicht schon nach kurzer Zeit undeutlich.

9. Im Dauerlicht lösen Temperaturcyclen an lichtstarren Blüten tagesperiodische Bewegungen aus, die sich bei konstanter Temperatur im Dauerlicht fortsetzen. Schon eine tägliche Temperaturschwankung von 1° ist wirksam. Die stärkste Blütenblattbewegung wurde im Temperaturwechsel 20°/15° bei 4000 Lux gefunden. Bei niedrigeren Intensitäten ist sie schwächer ausgeprägt.

10. In Licht-Dunkel-Wechseln hat die Temperatur einen wesentlichen Einfluß auf die Phasenlage der endogenen Tagesrhythmik.

11. Blühauslösung ist bei *Kalanchoë* im 9stündigen Kurztag zwischen 15 und 30° möglich, im 12stündigen Tag bei 25° und — in vermindertem Maße — bei 20 und 30°.

12. Im Dauerdunkel kann bei *Kalanchoë* Blütenbildung bei 15°, nicht aber bei 20 und 25° ausgelöst werden.

13. Im Dauerlicht wirkt ein tagesperiodischer Temperaturwechsel von 20/15° (9:15 Std), der den Ablauf der eTR begünstigt, nicht blühfördernd.

14. Licht, das nur in der „skotophilen Phase" (angezeigt durch geschlossene Blüten) geboten wird, kann Blütenbildung auslösen, jedoch bewirkt Licht in der photophilen Phase eine weit stärkere Blütenbildung.

Herrn Prof. Dr. R. Harder möchte ich herzlich für die Anregung zu dieser Arbeit und seine ständige Förderung danken, Herrn Dr. B. Schwemmle für viele Ratschläge und freundliche Hilfe und der Deutschen Forschungsgemeinschaft für apparative Unterstützung.

Literatur

Ball, N. G., and I. J. Dyke: An endogenous 24-hour rhythm in the growth rate of the *Avena coleoptile*. J. exp. Bot. **5**, 421 (1954). — Bühnemann, F.: Das endodiurnale System der *Oedogonium*-Zelle III. Über den Temperatureinfluß. Z. Naturforsch. **10b**, 305 (1955). — Bünning, E.: Untersuchungen über die autonomen tagesperiodischen Bewegungen der Primärblätter von *Phaseolus*. Jb. wiss. Bot. **75**, 439 (1932). — Endonome Tagesrhythmik und Photoperiodismus bei Kurztagpflanzen. Biol. Zbl. **64**, 161 (1944). — Über die photophile und skotophile Phase der endogenen Tagesrhythmik. Planta (Berl.) **38**, 521 (1950). — Aktivitätswechsel. In Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. 2, S. 840. Berlin-Göttingen-

Heidelberg: Springer 1956. — Die Physiologische Uhr. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1958. — Tagesperiodische Bewegungen. In Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. 17, S. 579. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1959. — Bünning, E., u. M. Tazawa: Über den Temperatureinfluß auf die endogene Tagesrhythmik bei *Phaseolus*. Planta (Berl.) **50**, 107 (1957). — Bünsow, R.: Endogene Tagesrhythmik und Photoperiodismus bei *Kalanchoë blossfeldiana*. Planta (Berl.) **42**, 220 (1953a). — Über tages- und jahresrhythmische Änderungen der photoperiodischen Lichtempfindlichkeit bei *Kalanchoë blossfeldiana* und ihre Beziehungen zur endogenen Tagesrhythmik. Z. Bot. **41**, 257 (1953b). — Claes, H., u. A. Lang: Die Blütenbildung von *Hyoscyamus niger* in 48stündigen Licht-Dunkel-Zyklen und in Zyklen mit aufgeteilten Lichtphasen. Z. Naturforsch. **2b**, 56 (1947). Cremer, H.: Untersuchungen über die periodischen Bewegungen der Laubblätter. Z. Bot. **15**, 593 (1923). — de Zeeuw, D.: De invloed van het blad op de bloe. Diss. Wageningen 1954. — Fife, I. M., and Ch. Price: Bolting and flowering of sugar beets in continuous darkness. Plant Physiol. **28**, 475 (1953). — Gentcheff, G., and A. Gustafsson: The cultivation of plant species from seed to flower and seed in different agar solutions. Hereditas (Lund) **26**, 250 (1940). Zit. nach Ber. wiss. Biol. **54**, 39 (1940). — Hamner, K. C.: Interrelation of light and darkness in photoperiodic induction. Bot. Gaz. **101**, 658 (1939/40). — Harder, R.: Über photoperiodisch bedingte Organ- und Gestaltbildung bei den Pflanzen. Naturwiss. **33**, 41 (1946). — Vegetative and reproductive development of *Kalanchoë blossfeldiana* as influenced by photoperiodism. Sympos. soc. exp. biolog. Number II, Growth p. 117, Cambridge 1948. — Über die endogene Tagesrhythmik der Fermentaktivität, Guttation und Blütenbewegung bei *Kalanchoë blossfeldiana* und *Phaseolus multiflorus*. Nachr. Akad. Wiss. Göttingen, math.-physik. Kl., Biol.-Physiol.-Chem. Abt. 1949, 1. — Harder, R., u. O. Bode: Über die Wirkung von Zwischenbelichtungen während der Dunkelperiode auf das Blühen, die Verlaubung und die Blattsukkulenz bei der Kurztagspflanze *Kalanchoë Bloßfeldiana*. Planta (Berl.) **33**, 469 (1943). — Harder, R., O. Bode u. H. v. Witsch: Über Wechselbeziehungen zwischen Blütenbildung, Brakteenverlaubung und Sukkulenz der Laubblätter bei *Kalanchoë Bloßfeldiana*. Flora (Jena) **36**, 85 (1942). — Harder, R., u. G. Gümmer: Über die untere kritische Tageslänge bei der Kurztagspflanze *Kalanchoë Bloßfeldiana*. Planta (Berl.) **35**, 88 (1947). — Harder, R., H. v. Witsch u. O. Bode: Über Erzeugung einseitig und allseitig verlaubter Infloreszenzen durch photoperiodische Behandlung von Laubblättern (Untersuchungen an *Kalanchoë Bloßfeldiana*). Jb. wiss. Bot. **90**, 546 (1942). — Haupt, W.: Blütenbildung einer Kurztagpflanze im Dauerlicht. Naturwiss. **41**, 340 (1954). — Kalmus, H.: Über die Natur des Zeitgedächtnisses der Bienen. Z. vergl. Physiol., Abt. C **20**, 405 (1934). — Lang. A,: Über die Bedeutung von Licht und Dunkelheit in der photoperiodischen Reaktion von Langtagpflanzen. Biol. Zbl. **61**, 427 (1941). — Leinweber, F. J.: Über die Temperaturabhängigkeit der Periodenlänge bei der endogenen Tagesrhythmik von *Phaseolus*. Z. Bot. **44**, 337 (1956). — Leopold, A. C.: Flower initiation in total darkness. Plant Physiol. **24**, 530 (1953). — Liverman, J. L., and J. Bonner: Biochemistry of the Photoperiodic response. The High-Intensity-Light Reaction. Bot. Gaz. **115**, 121 (1953). — Lona, F.: La fioritura delle brevidiurne a notte continua. Nuovo Giorn. bot. ital. N. S. **56**, 479 (1949). Zit. nach de Zeeuw 1954. — Melchers, G.: Die Beteiligung der endonomen Tagesrhythmik am Zustandekommen der photoperiodischen Reaktion der Kurztagpflanze *Kalanchoë blossfeldiana*. Z. Naturforsch. **11b**, 544 (1956). — Melchers, G., u. A. Lang: Die Physiologie der Blütenbildung. Biol. Zbl. **67**, 105 (1948). — Nanda, K. K., and K. C. Hamner:

The effect of temperature, auxins and some other chemicals on the endogenous rhythm affecting photoperiodic response of *Biloxi soybean* (glycine max. L; Merr). Planta (Berl.) **53**, 53 (1959). — Pätau, K.: Zur statistischen Beurteilung von Messungsreihen. (Eine neue t-Tafel.) Biol. Zbl. **63**, 152 (1943). — Pfeffer, W.: Untersuchungen über die Entstehung der Schlafbewegungen der Blattorgane. Abh. kgl. sächs. Ges. Wiss., math-physik. Kl. **30**, 257 (1907). Zit. nach Bünning 1959. — Rünger, W.: Über den Einfluß der Temperatur und der Lichtintensität auf die photoperiodische Reaktion und die Blütenentwicklung von *Kalanchoë blossfeldiana* Poellnitz c. v. Tom Thumb I. Gartenbauwiss. **2** (**20**), 485 (1956). — Über den Einfluß der Temperatur und der Lichtintensität auf die photoperiodische Reaktion und die Blütenentwicklung von *Kalanchoë blossfeldiana* Poellnitz c. v. Tom Thumb II. Gartenbauwiss. **5** (**23**), 282 (1958a). — Über den Einfluß der Temperatur und der Lichtintensität auf die photoperiodische Reaktion und die Blütenentwicklung von *Kalanchoë blossfeldiana* Poellnitz c. v. Tom Thumb III. Gartenbauwiss. **5** (**23**), 294 (1958b). — Schmidle, A.: Die Tagesperiodizität der asexuellen Reproduktion von *Pilobolus sphaerosporus*. Arch. Mikrobiol. **16**, 80 (1951). — Schwemmle, B.: Über die tagesperiodischen Änderungen des Reaktionsvermögens von Keimpflanzen auf niedrige Temperatur. Planta (Berl.) **43**, 98 (1953). — Zur Temperaturabhängigkeit der Blütenbildung und der endogenen Tagesrhythmik bei *Kalanchoë blossfeldiana*. Naturwiss. **44**, 356 (1957). — Stern, K., u. E. Bünning: Über die tagesperiodischen Bewegungen der Primärblätter von *Phaseolus multiflorus* I. Der Einfluß der Temperatur auf die Bewegungen. Ber. dtsch. bot. Ges. **47**, 565 (1929). — Sugino, M.: Flower initiation of the spring wheat in total darkness. Bot. Mag. (Tokyo) **70**, 369 (1957). Zit. nach Ber. wiss. Biol. **128**, 175 (1959). — Uebelmesser, E. R.: Über den endonomen Rhythmus der Sporangienträgerbildung von *Pilobolus*. Arch. Mikrobiol. **20**, 1 (1954). — Went, F. W.: The effect of temperature on plant growth. Ann. Rev. Plant. Physiol. **4** (1953).

Dr. O. Oltmanns,
Institut für Entwicklungsphysiologie, Köln-Lindenthal, Gyrhofstr. 17

Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg

Lebenslauf

Ich, Otto Oltmanns, wurde am 7. 2. 1931 in Jeetzel bei Lüchow geboren. Meine Eltern sind der Bauer Otto Oltmanns und seine Ehefrau Margarethe geborene Wendig.

Ich besuchte von 1937—1941 die Grundschule in Lüchow, ein Jahr lang die Mittelschule in Lüchow und von 1942 bis 1945 die ersten drei Klassen der „Oberschule für Jungen" in Salzwedel. Da Salzwedel in der von den Sowjets besetzten Zone liegt, wurde im Frühjahr 1946 die „Private Oberschule Lüchow" in Lüchow gegründet. Dort erhielt ich das Reifezeugnis am 7. 2. 1951.

Nach der Schulzeit arbeitete ich auf dem Hof meines Vaters, mußte aber die landwirtschaftliche Lehre nach einer Fußoperation abbrechen.

Im Sommersemester 1953 begann ich mit dem Studium der Naturwissenschaften an der Universität Göttingen, legte im Juli 1955 das Zwischenexamen in Biologie ab und studierte danach 2 Semester an der Universität Tübingen. Darauf kehrte ich nach Göttingen zurück, wo ich im Sommersemester 1959 mein Studium mit dem Doktorexamen beendete. Meine Lehrer waren die Herren Professoren Harder, Firbas, Bünning, Zimmermann, Henke, Rippel-Baldes, Butenandt, Brockmann und Glemser.